Die Cecropien und ihre Schutzameisen.

Von

Hermann v. Ihering.

Mit Taf. VI—X und 1 Fig. im Text.

Die Literatur über Ameisenpflanzen ist bereits eine ziemlich große, doch gehe ich hier umsoweniger auf dieselbe ein, als dies erst vor kurzem durch E. Ule geschehen ist, auf dessen Darlegungen ich auch in dieser Hinsicht verweise (Nr. 17, 18, 19). Die Angaben über die Symbiose der Azteca-Ameisen und der Cecropien, soweit sie sich auf eigene Beobachtungen stützen, sind indessen nicht zahlreich. Im Laufe der letzten Jahre haben E. Ule und A. Forel [1]) mehrfach den Gegenstand berührt; es sind bei der Gelegenheit eine Anzahl interessanter Nester beschrieben und abgebildet worden. Eingehendere biologische Studien über die erwähnte Symbiose sind aber nur an *Cecropia adenopus* Mart. und zwar von Fritz Müller und Schimper angestellt worden. Hauptsächlich war es Fritz Müller (Nr. 14, 15), welcher die einschlägigen Verhältnisse studierte. Die Arbeit von Schimper führt Müllers Angaben in einzelnen Details weiter aus, ohne wesentlich neues zu bringen. Beide Forscher haben nur einige der besonders auffälligen Erscheinungen untersucht, im übrigen aber die biologischen Verhältnisse keineswegs genügend klargelegt. Selbst so wesentliche Punkte, wie das Metropolitannest der Aztecas, und die sukzessive Metamorphose des Nestes, sind ihnen völlig entgangen. Statt dessen ergehen sie sich in den gewagtesten, und wie wir sehen werden, verkehrtesten Mutmaßungen und Hypothesen, um das Wesen des Ameisenschutzes und seine Erklärung durch die natürliche Zuchtwahl begreiflich zu machen. Die tatsächlich wunderbaren Anpassungsverhältnisse der Cecropien an die sie bewohnenden Ameisen sind daher auch zu einem Paradestücke der Selektionslehre geworden.

Seit 1880 immer wieder, wenn auch mit Unterbrechungen, mit dem

1) A. Forel Nr, 7, 1896, p. 404 und Nr. 9, 1904, p. 450 ff., sowie C. Emery Nr. 3, 1896, p. 3 u. 5, Ule Nr. 19, 1906, sowie Forel Nr. 5, 1902.

Studium der brasilianischen Ameisen beschäftigt und ganz besonders auch genau vertraut mit der Biologie der blattschneidenden Atta-Ameisen, habe ich schon vor Jahren meinen Zweifeln diesen Theorien gegenüber Ausdruck gegeben (Nr. 11 und 12). Neuerdings hat sich auch E. Ule in ähnlichem Sinne geäußert. Es muß aber nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß eingehendere Studien über die Symbiose der Cecropien und der Aztecen noch völlig fehlen: sowohl nach der Seite der biologischen Beobachtung, wie nach jener des Experimentes. Diese Lücke mit Bezug auf die auch von Fritz Müller und Schimper untersuchte Art von *Cecropia* auszufüllen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

Das Material für meine Untersuchungen, welche sich fast ausschließlich auf *Cecropia adenopus* beziehen, stammt im wesentlichen von zwei nicht weit von São Paulo entfernten Örtlichkeiten, von Rio Grande, einer Station der von São Paulo nach Santos führenden Eisenbahn, und von den Ypirangawaldungen, welche etwa 8—10 km von dem Ypirangahügel, bzw. dem Gebäude des Staatsmuseums entfernt liegen. An ersterer Lokalität leistete mir der bekannte botanische Sammler Herr Mathias Wacket vortreffliche Dienste, für das zweite Gebiet die Herren Pedro Fernandes und Candinho Pedroso. Beide sind erfahrene Waldarbeiter, von denen der letztere regelmäßig mit Cecropien zu tun hat, deren Hölzer er an Pulverfabriken in Moïnhos, bzw. in Saõ Bernado liefert. Zur Bereitung von Kohle verwenden diese Fabriken nur das leichte Holz der Imbauva, d. h. also der *Cecropia adenopus* Mart. und der *C. hololeuca* Miq., sowie eines anderen ebenfalls durch leichtes, weiches Holz ausgezeichneten Baumes, der Crandiuva oder Crindiuva, *Trema micrantha* DC.

Außerdem ging Herr Wacket in meinem Auftrage nach Rio de Janeiro, um die dortigen Cecropien, zumal auch die Sumpfcecropien zu studieren, und Herr H. Lüderwaldt nach Campo Bello in Minas, um eine dritte dort häufige *Cecropia*, *C. hololeuca*, zu beobachten.

Trotz dieser guten Hilfe wäre mir die Durchführung der vorliegenden Studie, namentlich nach der experimentellen Seite hin, kaum möglich gewesen, ohne die Beihilfe der reichlichen Anpflanzungen von Cecropien im Parke des Museums, wo ich sie fast durchweg an geschützten, schattigen Stellen unterbrachte. Diese Anpflanzungen erstrecken sich über einen Zeitraum von mehr als 5 Jahren, doch habe ich ganz besonders zahlreiche Cecropien im Laufe des Sommers 1905—1906 angepflanzt, zumal während der regenreichen Monate Dezember und Januar. Dieselben sind ausnahmslos gut angewachsen und betrug die durch die Umpflanzung bedingte Unterbrechung in der Vegetationstätigkeit nicht mehr als 2—2½ Monate, d. h. bis zur vollen Entfaltung der neuen Laubkrone.

Im folgenden widme ich den wesentlicheren Faktoren besondere Abschnitte, habe aber außerdem noch in einem besonderen kleinen Kapitel

einen Überblick über die wesentlichsten biologischen Eigentümlichkeiten der Aztecas gegeben.

Meine Darstellung gliedert sich demgemäß in folgende Abschnitte:

1. Botanische Vorbemerkungen.
2. Untersuchungsmethoden.
3. Lebensgeschichte der Azteca muelleri.
4. Das Nest im älteren Stamm.
5. Das Nest im jüngeren Stamm.
6. Erste Anlage und Metamorphose des Nestes.
7. Die Müllerschen Körperchen.
8. Die Stomatombildung.
9. Verhalten der Aztecas gegen andere Insekten.
10. Symbiose und Selektion.
11. Schlußwort.

1. Botanische Vorbemerkungen.

Die Systematik der brasilianischen Cecropien liegt zurzeit noch im argen. Die betreffende Monographie der Flora brasiliensis ist auf dürftiges Material gestützt; besonders gilt dies für das südliche Brasilien. Auch spätere Arbeiten haben diese Lücke nicht ausgefüllt, und so ist es zurzeit nicht möglich, aus der Literatur genaueres zu erfahren über die südbrasilianischen Vertreter der Gattung, die Synonymie der Arten und deren geographische Verbreitung.

Auch Schimper und Ule geben keine genauen Informationen über die *Cecropia*-Arten von Rio de Janeiro. Die genauesten Informationen in dieser Hinsicht habe ich in einer Abhandlung von Th. Peckolt gefunden. Danach ist die gewöhnliche ameisenführende Imbauva von Rio de Janeiro die *Cecropia adenopus* Mart., zu welcher *C. peltata* Vellozo nec Linné synonym ist und welche an der brasilianischen Ostküste vom 28° bis zum Äquator verbreitet ist. Die andere Art mit weißlich glänzenden Blättern, die Gebirgscecropie, wie Peckolt sie nennt, ist *C. hololeuca* Miq. Die dritte, kleinste Art, die Sumpfcecropie, hält Peckolt für unbeschrieben, während ich sie im folgenden als *C. lyratiloba* Miq. (vgl. Boletim da Commissaõ Geographica e Geologica São Paulo Nr. 11 1896, p. 124) führe, unter welchem Namen sie im Herbar der Commissaõ Geographica von São Paulo aufbewahrt wird.

In bezug auf die mich hier besonders beschäftigenden Fragen habe ich in der botanischen Literatur keine genügende Information gefunden; ich habe daher nach Möglichkeit versucht, mir selbst ein Urteil zu bilden. Das von mir gesammelte Material habe ich dem Königlichen botanischen Museum zu Berlin überwiesen, wo es hoffentlich in nicht zu ferner Zeit bei kritischer, neuer Bearbeitung der Gattung Verwendung finden wird. Meiner-

seits habe ich mancherlei über diesen Gegenstand beobachtet, was künftigen Bearbeitern dienlich sein kann; ich teile daher meine Beobachtungen im folgenden mit, was auch schon im Interesse des Verständnisses der späteren Darlegungen nötig ist.

Die häufigste und allgemein bekannte Cecropie Südbrasiliens ist die Imbauva der Brasilianer, für welche ich mit Schimper den Namen *Cecropia adenopus* Martius beibehalte (cf. Taf. I). Dieser stattliche, schlanke, Candelaber-förmige Baum ist in St. Catharina häufig und auch noch in den angrenzenden, nördlichen Gebieten von Rio Grande do Sul, wo er aber nicht bis zum 30. Breitengrade heruntergeht. Auch in den Staaten Paraná, S. Paulo, Rio de Janeiro und Espirito Santo ist diese Art die vorherrschende in den Waldungen des Küstengebirges. Ich erhielt sie vom Corcovado bei Rio de Janeiro, und aus der Umgebung von St. Leopoldina in Espirito Santo. Im Staate São Paulo ist der Baum nicht auf das Küstengebirge beschränkt, er wird vielmehr auch noch auf dem Hochplateau zwischen den Bergen und der Hauptstadt von São Paulo angetroffen, sowie weiter im Innern bei Caconde. Der ausgewachsene Baum erreicht eine Höhe von 12—15 und angeblich bis zu 20 m, hat aber einen relativ dünnen Stamm, der nur bei besonders großen alten Exemplaren an der Basis so dick wird, daß man ihn nur mit Mühe umspannen kann. Solche alte Bäume zeigen zuweilen eine besondere Eigentümlichkeit darin, daß ihre Basis durch starke Luftwurzeln befestigt ist.

Herr Wacket beobachtete und photographierte einen solchen Baum, zwischen dessen Luftwurzeln ein Mann hindurchgehen konnte. Ältere Stämme haben nahe der Mitte oder in ihrer unteren Hälfte eine Anschwellung, welche eine Gallenbildung repräsentiert und durch das im Inneren dieser Stelle gelegene Nest der Ameisen erzeugt wird Die Krone des Baumes ist immer klein und schwach. Die Äste sind hohl und wie der Stamm durch Septen in Kammern geteilt. Jede Kammer hat die Marke des Blattes, dessen Bildung sie entspricht. Die Höhlung der Äste kommuniziert mit jener des Stammes, ist aber an der Insertionsstelle erheblich verengt.

Die Blätter sind an der Oberseite dunkel, an der Unterseite heller, mattgrün. Die Oberseite ist mit kleinen, kurzen Dornen besät und rauh anzufühlen. Die Zahl der Lappen beträgt in der Regel 11, sie schwankt aber von 9—12. Ich habe beobachtet, daß an ein und demselben Baume hierin eine gewisse Konstanz herrscht. Der lange Blattstiel ist mit zahlreichen, kurzen Dornen besetzt, deren Spitzen hakenförmig umgebogen sind, so zwar, daß der umgebogene Teil gegen das Blatt hin gerichtet ist. An der Basis des Blattstieles, welche verdickt ist, liegt nach außen und unten das schildförmige Trichilium, ein Polster mit kurzen, braunen Borstenhaaren besetzt, zwischen denen die Müllerschen Körperchen hervorsprießen. Die weibliche Blüte besteht aus 6—8 sessilen Ähren oder Scheinähren, deren

Zahl zuweilen bis auf 10 steigt und nur selten auf 4—5 herunter sinkt. Die Scheinähren sind sitzend, wogegen diejenigen der männlichen Blüte, deren Zahl annähernd die gleiche oder etwas höher ist, einen Stiel von 1—2 cm Länge oder etwas mehr besitzen. Die rötliche Hülle der Scheide der männlichen Blüte ist glatt und unbehaart. Sowohl der Stamm, als die Blätter erleiden im Laufe des Wachstums mancherlei Modifikationen. Bei jüngeren Pflanzen und selbst noch bei solchen von 5—6 m Höhe existiert noch keine eigentliche Krone, insofern Äste noch fehlen und die vorhandenen Blätter lediglich der einfachen Gipfelknospe entstammen. Die älteren Blätter fallen ab, hinterlassen aber am Stamme eine große Narbe, der Insertion des Blattstieles entsprechend. Jedem neu entstehenden Blatte entspricht also eine Narbe an der Außenseite des Stammes und ein Septum im Inneren desselben. Erst an größeren Bäumen von 6—8 m Höhe entstehen Äste, die aber wenig zahlreich sind und eine nur kleine Krone bilden.



Blatt von *Cecropia adenopus* mit Blattstiel und dem an seiner Basis gelegenen Trichilium (*tr*), in welchem als weiße Flecke die Müllerschen Körperchen sich abheben. $^1/_6$ nat. Größe.

Auch die Blätter durchlaufen eine Metamorphose, auf die ich weiterhin noch zurückkomme. Hier sei nur bemerkt, daß die ersten Blätter ungeteilt sind, und daß dann allmählich aus der Gipfelknospe kompliziertere Blätter mit Zacken hervorgehen, denen dann zuletzt die gewöhnlichen 9—11-lappigen Blätter folgen. Auch diese sind aber in den verschiedenen Altersstadien ungleich. An Bäumchen bis zu 2 oder 3 m Höhe ist die Unterseite des Blattes weißgrau, filzig überzogen, an Stämmchen von 3—5 m Höhe verschwindet dieser Überzug in der Mitte des Blattes oder richtiger gesagt, die in diesem Stadium entstehenden Blätter entbehren von Anfang an des Filzüberzuges der Unterseite des Blattes fast ganz. Es kommt hierbei zur Ausbildung von Blättern, deren Unterseite matt blaßgrün und ohne Filzüberzug ist, welch letztere auf eine wenige Millimeter breite Randzone beschränkt bleibt. Bei älteren Stämmen verschwindet auch dieser weiße Filzsaum der Unterseite gänzlich.

Die zweite Art des Staates São Paulo, welche auch in Rio de Janeiro, namentlich auf dem Corcovado, häufig angetroffen wird, ist *Cecropia hololeuca* Miq. (cf. Taf. III).

Diese Art wird nicht ganz so hoch und schlank wie *C. adenopus*. Ihr Stamm bildet auch im Alter niemals Luftwurzeln und ist stets ameisenfrei. Die Kammerung des Stammes ist die gleiche wie bei *C. adenopus*, aber die zentrale Höhlung ist enger und die Septen sind nicht eben wie bei *C. adenopus*, sondern konvex, mit der Wölbung nach oben. Die Blätter sind oben dunkelgrün, solange intakt, mit einem weißlichen Überzuge bekleidet und sonst ziemlich glatt, an der Unterseite silbergrau infolge eines Überzuges von dicht verfilzten, weißen Fäden. Die Zahl der Lappen des Blattes wechselt innerhalb der auch für *C. adenopus* angegebenen Grenzen. Der Blattstiel ist im allgemeinen länger, als bei *C. adenopus;* er übertrifft meist das Blatt bedeutend an Länge. Er ist von einem dichten weißen Filzgewebe überzogen, und seine Basis ist dicht bedeckt mit langen, weichen, weißen Haaren. Die Witterung nimmt in der Regel den Filzüberzug des Blattstieles bald weg, welcher sich dann glatt und dunkelrotbraun erweist, während der Stiel des Blattes von *C. adenopus* hellgrün und nur an einzelnen Örtlichkeiten leichtrötlich ist. Blattstiele von *C. hololeuca*, welche den Filzüberzug verloren haben, behalten stets die lange Behaarung der Basis bei. Die männlichen Blüten sind gestielt; es beträgt die Zahl der Scheinähren wie bei *C. adenopus* meist 6—10. Merkwürdig ist das an der Innenseite überaus dicht und seidenweich weiß behaarte Hüllblatt der männlichen Blüte. Die weibliche Blüten, von denen ich im März 1896 eine größere Anzahl meist im Fruchtzustand sammelte, sind stets in 2 Scheinähren angeordnet, die auffallend lang und dick sind. Alle diese geschilderten Differenzen zwischen beiden *Cecropia*-Arten treten erst im Laufe des Wachstums hervor. Junge Pflanzen beiderlei Arten bis zu 40—60 cm Höhe sind nicht verschieden. Sehr merkwürdig ist die sukzessive Metamorphose des Blattes. Die ersten Blätter sind ungelappt, breit oval, mit einfacher, langer Spitze und gezähneltem Rande. Diese Blattform gleicht ganz jener von *Morus* und kann als eine phylogenetische Vorstufe angesehen werden. Bei Pflanzen von 40—60 cm Höhe werden die sukzessive am Gipfel sich neu bildenden Blätter breiter, fast rund, und es treten jederseits ein bis zwei Zähne auf, als erste Andeutungen der Lappen des Blattes. Wie mir schien, tritt bei *C. adenopus* zuerst der untere, bei *C. hololeuca* der obere Zahn auf. Weiterhin gestalten sich diese Zähne zu Lappen und es treten an der Basis je zwei weitere Zähne auf. Wird ein Stämmchen abgebrochen, so treibt bald dicht unterhalb der Bruchstelle ein neuer Schößling hervor, welcher dann 5lappige Blätter erhält. Die jungen Blätter sind alle an der Unterseite mit einem feinen Überzuge von weißem Filz bekleidet. Die Blattstiele haben kurze, feine, weiße abstehende Haare, ihre Basis ist nur wenig verdickt und glatt. Erst an Stämmchen von 1 m Höhe erscheinen

die Trichilien an der Basis des Blattstieles von *C. adenopus* und zwar zunächst weich und von weißgrauer Farbe.

Ein charakteristischer Unterschied der jungen Pflanzen beider Arten von 60 cm Höhe und mehr ist die Farbe des Hüllblattes der Gipfelknospe, welche rotbraun bei *C. hololeuca*, weißlichgrün bei *C. adenopus* ist. Schon oben wies ich auf die rotbraune Farbe der Blattstiele und der Gipfelpartie bei *C. hololeuca* hin. Diese Unterschiede sind sehr auffällig; sie haben die Benennung von *C. hololeuca* als der »roten Imbauva« bei den brasilianischen Waldarbeitern veranlaßt, welche im Gegensatz dazu *C. adenopus* als weiße Imbauva bezeichnen, wenigstens in São Paulo. Noch auffallender als bei jungen Pflanzen ist dieser Unterschied bei Schößlingen, welche aus dem Wurzelstocke gefällter Cecropien hervorsprießen. Die Rinde solcher Schößlinge ist rotbraun bei *C. hololeuca*, graubraun bei *C. adenopus*.

Das Holz der Imbauva dient nebst jenem der Grandiuva zur Herstellung von Kohle für die Pulverfabriken. Die Blätter werden an manchen Stellen, wie namentlich in St. Catharina, als Viehfutter verwendet. Die Gipfelknospe des Bäumchens läßt beim Anschneiden eine trübem Wasser gleichende Flüssigkeit auslaufen, die angeblich Kautschuk enthalten soll, was ich indessen nicht bestätigen kann.

Die braunen Lamellen der Brutkammern erweckten in mir den Verdacht, daß sie Kautschuk enthalten könnten, aber die von mir mit Schwefelkohlenstoff, Alkohol und Äther angestellten Versuche blieben erfolglos. Nur eine in Benzin gebrachte Lamelle quoll in demselben erheblich auf.

An abgehauenen Gipfelpartien bildet sich aus dem reichlich hervorsickernden, wässerigen Safte ein helles Gerinnsel von Pflanzengummi, welches aber nicht Kautschuk ist. Beide hier behandelte Arten führen nicht Milchsaft; so ist die Zähigkeit, mit welcher jene falsche Angabe reproduziert wird, merkwürdig. Peckolt war der erste, welcher diese Verhältnisse klar gestellt hat. Ich bin mit seiner Darstellung im allgemeinen einverstanden, nur bezweifle ich, daß er recht hat, wenn er angibt, bei *C. adenopus* kämen männliche und weibliche Blüten auf demselben Baume vor, sie sei also monözisch. Sollte es sich nicht um ein Mißverständnis handeln, so kann nur ein abnormer Fall diese Angabe veranlaßt haben. Nach meinen Erfahrungen, welche sich auf alle 3 von mir studierte Arten beziehen, sind dieselben stets diözisch.

Bezüglich der brasilianischen *Cecropia*-Arten vergleiche man die Abhandlung von Th. Peckolt über Urticaceae in der Pharmazeutischen Rundschau von Dr. Fr. Hoffmann in New-York, 1891, sowie desselben Verfassers Historia das plantas medicinaes e uteis, vol. 5 Rio de Janeiro 1893 p. 850ff.

In diesen Publikationen findet man auch die chemische Analyse der verschiedenen Säfte usw. der Cecropien und Angaben über die Verwendung

derselben in der Volksmedizin. Milchsaft oder Kautschuk konnte Peckolt bei keiner *Cecropia* nachweisen. Die bezüglichen Angaben in der Literatur sind also falsch, bzw. durch Verwechselung mit dem aus dem angehauenen Gipfel ausfließenden wässerigen Safte zu erklären. Peckolt gibt (l. c. p. 851 und 58) die Höhe von *C. hololeuca* zu 30 m und jene von *C. adenopus* zu 5—10 m an. Letztere Angabe ist zu gering, erstere etwas hoch gegriffen, und scheint mir in Wirklichkeit in dieser Hinsicht kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Arten zu bestehen. Bei beiden hängt die Höhe vom Standorte ab.

Die Blütezeit scheint sich bei beiden Arten über einen langen Zeitraum hinzuziehen, denn ich erhielt Blüten sowohl im Oktober, als im Januar und im März. In letzterem Monate war *C. hololeuca* hier in Ypiranga reichlich mit Früchten behangen, während von *C. adenopus* kaum noch einige aufzutreiben waren. Der Zufall hatte es gefügt, daß ich zuerst von *C. hololeuca* nur männliche, von *C. adenopus* nur weibliche Blüten erhielt, was mich zur Annahme verleitete, beide Formen gehörten zur selben Art. Spätere Beobachtungen stellten das Verhältnis klar, welches übrigens auch durch den Umstand erwiesen wird, daß in St. Catharina nur eine der beiden Arten, *C. adenopus* vorkommt. Hier in São Paulo ist die relative Häufigkeit sehr verschieden. In dem Ypirangawaldungen kommen beide Arten massenhaft neben einander vor, bei der Station Rio Grande und in der Serra do Mar ist *C. hololeuca* viel seltener, als die andere Art.

Ein Punkt, auf den ich noch besonders zu sprechen kommen muß, ist die graue Färbung der Oberseite der Blätter von *C. hololeuca*. Bei größeren Bäumen ist die Oberseite des Blattes von einer feinen, weißen verfilzten Fasernmasse überzogen, welche sehr brüchig und leicht zerstörbar ist, wogegen die zähen Fäden der Unterseite fest der Blattfläche anhängen. Wind und Regen scheuern den weißen Überzug der Oberseite des Blattes in der Regel bald weg, aber es finden sich zwischen Bäumen verschiedener Standorte auch große Unterschiede in der Ausbildung dieses weißen Überzuges. Ähnlich, aber stärker entwickelt ist dieser Überzug an den Blattstielen, wo er ebenfalls nach einiger Zeit verloren geht, so daß der bis dahin weiße Blattstiel eine dunkelrote Farbe erhält. Schimper hat sich bei flüchtiger Untersuchung von *C. hololeuca* auf dem Corcovado zu der Meinung verleiten lassen, es handle sich um einen Wachsüberzug. Dies ist nicht richtig; dabei berufe ich mich auf das kompetente Urteil des Herrn Dr. Th. Peckolt, welcher, gleich tüchtig als Chemiker, wie als Botaniker, keine Spur von Wachs an dem Blattüberzuge von *C. hololeuca* nachweisen konnte. Bei jüngeren Pflanzen von *C. hololeuca*, auch solchen von mehreren Metern Höhe, ist die Oberseite des Blattes noch ohne diesen Überzug und lebhaft dunkelgrün.

Die Sumpfcecropie, wahrscheinlich *Cecropia lyratiloba* Miq. (cf. Taf. II) wurde von uns bei Rio de Janeiro sowie bei Campo Bello ebenfalls im

Staate Rio de Janeiro studiert. Ich verweise auf unsere Abbildung Tafel II. Die Art wird höchstens 6—7 m hoch und behält immer einen sehr dünnen Stamm. Die Höhe desselben wechselt nach der Fundstelle, doch trägt der Baum schon bei einer Höhe von 2 m Blüten und Früchte. Die Blätter sind durch die mit einem basalen Zahn versehenen Lappen gut charakterisiert; dieser Zahn ist jedoch bisweilen nur an der einen Seite des Blattes gut ausgebildet, oder er fehlt auch ganz, und verhalten sich hierin die verschiedenen Individuen ganz ungleich. An der Basis des Blattstieles findet sich ein Trichilium vor. Soweit ich ermitteln konnte, scheint das Verhalten der Ameisen (Azteca coll. n. 2470) ganz jenem der gewöhnlichen Imbauva zu entsprechen. Die weibliche Blüte hat meist 2—3 oder 4 sessile Ähren; die männliche Blüte konnte der hohen Überschwemmung wegen bei Rio nicht erreicht werden. Späterhin sammelte Herr Lüderwaldt in Campo Bello diese Sumpfcecropie, von der männliche und weibliche Blüten von mir an Herrn Geheimrat Engler gesandt wurden. Im allgemeinen sind die männlichen Blüten von allen drei hier behandelten Arten wenig von einander verschieden, abgesehen nur von der dichten, weichen Behaarung des Hüllblattes der Blüte von *C. hololeuca*. Letztere Art unterscheidet sich auch im weiblichen Geschlechte von den beiden anderen Arten durch die Zweizahl der Scheinähren, während deren Zahl bei den beiden anderen Arten in der Regel 4—10 beträgt.

Zu diesen Unterschieden gesellt sich ein weiterer darin, daß *C. adenopus* und *lyratiloba* Trichilien an der Basis des Blattstieles haben und von Ameisen besetzt sind, während *C. hololeuca* ameisenfrei ist und der Trichilien entbehrt. Diese Unterschiede scheinen die Begründung von 2 Untergattungen zu rechtfertigen, von denen *Cecropia s. str.* mit *C. hololeuca* als typische Art die eine sein würde, während ich für die andere mit Trichilien ausgerüstete, den Namen *Aztecopia* vorschlage. Der Name Imbauva oder Ambauva, unter welchem die Cecropien in Brasilien bekannt sind, entstammt der Tupysprache und bedeutet nach von Martius (Beiträge zur Ethnographie II, p. 1867, p. 384) Schleimbaum, mit Rücksicht auf den klebrigen Saft, welchen die Knospen enthalten, und welcher, wie auch Peckolt bestätigt, gegen Hämoptyse Verwendung findet. Baptista Caetano de Almeda Nogueira hat das Wort »ambi« ebenfalls in ähnlichem Sinne als Schnupfen. Ich glaube jedoch nicht, daß diese Erklärung die richtige ist; es wäre möglich, daß das Wort zusammengesetzt ist aus aé oder ahy Faultier und uba oder iba Baum. Herr Cl. Jorge Maia teilt mir mit, daß der Guaraniname des Faultieres amba sei, was auf eine gemeinsame Tupi-Guaraniwurzel aimb schließen läßt. Da der Name des Baumes auch in der Form Embauva und Umbauva vorkommt, so wäre schließlich auch die Ableitung von emba hohl möglich, was ja für einen Baum mit Stamm- und Asthöhlung ganz bezeichnend sein würde. Es käme daher darauf an, die richtige Schreibweise des Namens festzustellen. Doch dürfte bis auf

weiteres die Ableitung aimba — uva, Faultierbaum als die zutreffendste anzusehen sein.

2. Untersuchungsmethoden.

Es sind nur verhältnismäßig wenige Vorgänge im Leben der *Cecropia*-Ameisen, welche sich direkt und von außen an der lebenden Pflanze beobachten lassen. Die übrigen, wie namentlich alles, was sich auf die Königin und die Geschlechtstiere, überhaupt auf die Brut und ihre Aufzucht bezieht, erfordert ein Öffnen des Stammes der *Cecropia*. Bei dieser Gelegenheit strömen die Azteca-Ameisen aus dem Inneren der Pflanze hervor, sich über die Hände, Kleider usw. des Untersuchers verteilend, wo sie dann durch ihre Bisse lästig werden und bei stets zunehmender Menge schließlich zum Rückzug zwingen. Der unbefriedigende Zustand der bisherigen Kenntnis von der Biologie der Azteca muelleri Emery, der Ameise, welche in den Bäumen von *Cecropia adenopus* Mart. lebt, ist vorzugsweise auf diese Schwierigkeit zurückzuführen. Ich verwerfe daher die Untersuchung der Stämme im Freien ganz und nehme dieselben im Laboratorium, bzw. im Korridor neben demselben vor. Das Spalten des Stammes mit dem Jagdmesser oder, was ich vorziehe, das Aufsägen desselben, der Länge nach, bringt dann allerdings für kurze Zeit eine große Unannehmlichkeit mit sich, ist die Prozedur aber beendet, so liegen die beiden Hälften neben einander auf der Tischplatte und man hat den vollen Einfluß in das Nest oder die Wohnung der Ameisen, ohne weiterhin von ihnen behelligt zu werden. Es ist jetzt auch leicht möglich diejenigen Teile des Stämmchens, welche man eingehender beobachten will, mitsamt ihren Ameisen in einem größeren Glase zur Untersuchung unterzubringen. Besonders habe ich das mit den bruthaltigen Kammern getan, sowie mit den Gipfelstücken, deren oberste 8—10 Kammern vorzugsweise in ihrem weichen Marke die Nährstoffe für die Ameisen liefern.

Es sei jedoch bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, daß man von der biologischen Beobachtung der Azteca-Nester nicht zu viel erwarten darf. Einmal schafft die Spaltung des Stammes gänzlich außergewöhnliche Existenzbedingungen und dann beginnt mit dem Momente des Abhauens des Stammes das Welken der Gipfelpartie, welche gerade für den Unterhalt dieser Ameisen von hervorragender Bedeutung ist. Ein notdürftiger Ersatz läßt sich dadurch bieten, daß man täglich ein frisches Gipfelstück in das Glas gibt, aber normale Existenzbedingungen, wie sie bei vielen anderen Ameisen im Zuchtkasten sich herstellen lassen, sind bei Azteca nicht zu erreichen. Es ist daher nötig, die biologische Beobachtung zu kombinieren mit den durch verschiedentliche Experimente gewonnenen Erfahrungen, und es läßt sich, wie die folgenden Abschnitte zeigen werden, tatsächlich auf diese Weise ein guter Einblick gewinnen in die Lebensweise der Azteca muelleri. Diese Ameise ist in der Literatur zuweilen irrig A. instabilis

Smith benannt. Letztere Art ist jedoch zentralamerikanisch. Nur Azteca muelleri ist es, auf welche sich die folgenden Beobachtungen und Experimente beziehen, d. h. also die Ameise, welche im Inneren der Stämme von *Cecropia adenopus* lebt. Die wenigen Beobachtungen, welche ich über Azteca coll. n. 2470 besitze, die Ameise der *Cecropia lyratiloba*, füge ich gelegentlich ein. Hier sei nur bemerkt, daß die Verhältnisse wesentlich ebenso liegen, wie bei *Cecropia adenopus*. Die Rinne mit der für die Durchbohrung bestimmten Grube, die Durchbohrung der inneren Septen, die Erzeugung und Verwendung der Müllerschen Körperchen und die Stomaten-Bildung sind ganz übereinstimmend. Lebende Ameisen der Sumpf-*Cecropia*, welche ich hier beobachtete, nahmen unbedenklich Besitz von den ihnen offerierten Müllerschen Körperchen der *Cecropia adenopus*.

In vielen Fällen hat es keinen Zweck, bei der Untersuchung des Nestes sich durch die lebenden Ameisen stören zu lassen. Ich habe daher einige Experimente gemacht, um die bequemste Art festzustellen, in welcher man die sämtlichen Ameisen abtöten kann. Am meisten empfiehlt sich das folgende Verfahren. Ein Stämmchen von 3—4 m Höhe wird an der Basis abgehauen, worauf mit etwas Wachs die Stomata, d. h. die Ausgangsöffnungen der Ameisen verklebt werden. Handelt es sich um größere Stämme, so dient feuchter Lehm ebenso gut.

In den oberen Teil des Stämmchens wurde dann die Giftlösung eingespritzt, durch ein besonders gebohrtes Loch, durch welches zunächst Watte in das Innere der Kammer gestopft wurde, um die eingespritzte Flüssigkeit aufzusaugen. Die ausgewählten Stämmchen waren alle annähernd gleich groß, 3—4 m hoch und jedes wurde mit einer anderen Giftlösung oder doch einer anderen Dosis davon behandelt. Als Resultat ergab sich, daß eine Einspritzung von 20 ccm Formicida, d. h. also im wesentlichen Schwefelkohlenstoff, die Ameisen sicher tötete. Derselbe Effekt wurde auch mit einer Dosis von nur 12 ccm Schwefelkohlenstoff erreicht. Chloroform wirkte ebenso in Dosen von 20 und 12 ccm. Auch eine Einspritzung von 12 ccm Benzin tötete sicher alle Ameisen; dagegen erwies sich Äther, selbst in der hohen Dosis von 40 ccm, als unwirksam, indem offenbar die Ameisen nur zeitweise betäubt worden waren.

Es ist hiernach klar, daß man sich der Plage der lebenden, beißenden Ameisen in leichter Weise erwehren und sich die Stämmchen zu bequemer Untersuchung im Laboratorium leicht und billig herrichten kann.

Das beschriebene Verfahren kann noch in einer anderen Richtung nutzbringend angewandt werden, nämlich zur Tötung der Ameisen in lebenden Stämmen.

Die empfindliche Gipfelknospe verwelkt hierbei, aber das weiter unten abgehauene Stämmchen treibt rasch einen neuen Trieb, der also ameisenfrei ist. Es ist daher leicht, ameisenfreie Cecropien sich künstlich zu präparieren, was namentlich für die Beobachtung ihres Verhaltens den Blatt-

schneiderameisen gegenüber von Wert ist. Eine andere Methode, solche ameisenfreien Cecropien in ihrem Verhalten zu den Attiden zu beobachten, ist — die Verpflanzung junger noch nicht mit Ameisen besiedelter Pflanzen an Örtlichkeiten, an welchen Cecropien bis dahin nicht vertreten; und daher auch die in ihnen lebenden Ameisen nicht verbreitet sind.

Eine solche von mir 1901 in den Park des Museums verpflanzte, damals zirka $1\frac{1}{2}$ cm hohe, junge *Cecropia adenopus* ist unterdessen zu einem stattlichen Baume von 6,1 m Höhe und 38 cm Stammumfang nahe über dem Boden aufgewachsen und bisher ameisenfrei geblieben; die Krone dieses Baumes ist noch einfach, ohne Äste.

Für die Beobachtung der ersten Anlage des Nestes ist Azteca muelleri in hervorragender Weise günstig. Die jungen Weibchen liegen dem Brutgeschäfte auch dann noch ob, wenn die Pflanze, in welche sie sich eingebohrt haben, abgeschnitten wird. Freilich wird in diesem Falle die Stomatenbildung ausbleiben oder unterbrochen, und würde daher künstliche Ernährung am Platze sein. Übrigens kann man auch die jungen Weibchen, mit welchen man experimentieren will, auf lebende ameisenfreie, junge Cecropien bringen, wo sie sich gern und sicher wieder in ein Internodium einbohren.

3. Lebensgeschichte der Azteca mülleri.

Ältere, größere Stämme der Imbauva *Cecropia adenopus* Martius, sind fast immer bewohnt von volkreichen Kolonien einer kleinen, rotbraunen Ameise, der zu der Unterfamilie der Dolichoderinen gehörigen Azteca mülleri Emery. Dieselben bewohnen sowohl den Stamm, als auch die Äste, welche wie jener hohl und von Septen durchsetzt sind. Die letzteren werden an einer oder mehreren Stellen durchlöchert, um die Kommunikation zwischen den verschiedenen Kammern herzustellen.

Ihre Nahrung gewinnen die Ameisen lediglich in den oberen noch im Wachstum begriffenen Teilen des Baumes. Sowohl die Gipfelknospe, als diejenigen der Äste schließen kleine in der Entwicklung begriffene Kammern ein, welche sukzessive auf ihre definitive Größe heranwachsen. Diese halb und nahezu ausgewachsenen Kammern enthalten in dem sie begrenzenden Markparenchym die hauptsächlichste Nahrung der Ameisen. Die äußersten, kleinsten, noch in der Anlage begriffenen Kammern werden nicht von den Ameisen eröffnet, da sie ja andernfalls die Entwicklung des ganzen Baumes beeinträchtigen oder unterdrücken würden. Neben diesem Parenchym ist eine zweite ergiebige Nahrungsquelle gegeben durch die Müllerschen Körperchen. Es sind dies ovale, weiße 1—$1\frac{1}{2}$ mm lange Körperchen, welche an der Basis eines jeden Blattstieles, in dem Trichilium entstehen, einer schildförmigen, dicht mit braunen Borstenhaaren besetzten Platte.

Die einzelnen Internodien lassen, solange sie noch jung und weich

sind, am oberen Ende einer Längsfurche eine kleine, grubenförmige Vertiefung erkennen, welche bei Mangel harter Fasern- und Gefäßbündel besonders zur Durchbohrung geeignet ist. An dieser Stelle, dem Prostoma, nagen die Ameisen eine Öffnung in die Wandung, das Stoma, welches die Kommunikation mit der Außenwelt herstellt. Die unteren Stomas verwachsen in dem Maße als der Stamm des Baumes in die Dicke wächst. Um diesem Übelstande abzuhelfen, wird später eine lange, schlitzförmige Öffnung in dem Stamme angebracht, welche gleichzeitig einer großen Zahl von Arbeitern gestattet, aus dem Innern des Stammes nach außen hervorzuschwärmen.

Dieses Haupttor liegt in der Nähe des großen Metropolitan-Nestes, welches unterhalb der Mitte des Stammes angebracht ist. Dasselbe liegt in einer Erweiterung der zentralen Stammhöhle, welche von den Ameisen durch Abnagen der inneren Holzschicht hergestellt wird. Der Stamm würde an dieser Stelle bei stärkerem Winde durchbrechen, wenn nicht durch reaktive Hypertrophie der Außenschichten eine lokale Verdickung zustande käme. Dieselbe repräsentiert somit morphologisch eine Galle, eine Ameisengalle, und als Stammgalle zugleich die größte bis jetzt bekannt gewordene Galle überhaupt.

In jüngeren Stämmchen von 2—5 m Höhe liegen die Verhältnisse insofern ganz anders, als die Brut in einer Reihe oft ziemlich weit von einander entfernter Kammern untergebracht ist. In manchen derselben sind durch querstehende Lamellen Taschen zur Aufnahme derselben gebaut. Weiterhin verschmelzen eine Anzahl derselben zum Metropolitanneste, und die übrigen isolierten Nestanlagen gehen ein.

Sehr merkwürdig ist die erste Anlage des Nestes. Das junge, befruchtete Weibchen bohrt sich nach Entledigung der Flügel in eine beliebige Kammer einer jungen Cecropie ein. Es wählt dazu eine besonders dünnwandige und weiche Stelle der Kammerwand, das Stoma, in welches sie ein Loch frißt, welches sie dann von innen mit klebriger Markmasse verstopft. Vom Innenrande des Stomas geht dann die Wucherung eines Tumors aus, des Stomatomes, welches neben dem Markparenchym der Königin zur Nahrung dient. Hat dieselbe in dieser sog. Primordialkammer die ersten Arbeiter, meist 6—8 an der Zahl aufgezogen, so wandert die ganze kleine Kolonie durch das wiedereröffnete Stoma aus. In der leeren Kammer, in welcher nichts zurückbleibt, als die an der Decke deponierte Fäkalmasse der Königin, wächst das Stomatom wieder zur vollen Größe aus. Sind die obersten Kammern der jungen Cecropie, auf welche es die junge Kolonie abgesehen hat, leer, so wird in ihnen der definitive Staat begründet, andernfalls kommt es zu erbitterten Kämpfen, wie sie sowohl für die Königinnen, als auch für die Arbeiter wiederholt nachgewiesen wurden. Die Zahl der Arbeiter wurde von mir in zwei Fällen für junge Bäume festgestellt. Sie betrug in einer 2,92 m hohen jungen *Cecropia* im

Februar 1906 878, in einer anderen von 3,2 m Höhe, an demselben Datum, 1697 Ameisen, alles Arbeiter, dabei eine Königin und keine geflügelten Individuen. Die Ameisen sind, wie schon oben bemerkt, bei Störung ihres Nestes äußerst erregt und bissig. Diese ihre Eigenschaft lernen auch viele Insekten, welche die Imbauvas besuchen, kennen. Setzt man eine Blattschneiderameise auf ein Blatt einer von Ameisen bewohnten *Cecropia*, so bleibt ihr selten Zeit, sich unbehelligt zu entfernen; sobald sie von einer oder der anderen Azteca bemerkt wird, greift diese sie an, in der Regel gesellen sich andere Aztecas hinzu, und alsbald fällt die in ihren Bewegungen gehinderte Atta vom Baume herab. Ebenso ergeht es auch Ameisen anderer Gattungen. Es hat daher die *Cecropia* im Besitze der Aztecas einen gewissen Schutz gegen andere Ameisen, namentlich auch gegen die Blattschneider. Auffallend ist es dabei, daß die Aztecas manche andere Schädlinge des Baumes, namentlich blattfressende Käfer und deren Larven ganz unbehelligt lassen. Fritz Müller und Schimper haben auf diese Verhältnisse hin ihre Theorie des durch natürliche Zuchtwahl entstandenen Ameisenschutzes aufgestellt. Sie haben aber dabei ganz übersehen, daß die jungen, noch ameisenfreien Pflanzen nichts von Ameisen zu leiden haben. Aber auch ältere Bäume von *Cecropia adenopus*, wenn sie ameisenfrei bleiben, werden, meinen Erfahrungen zufolge, nicht von Blattschneidern geschädigt, und es stellt sich als sicheres Resultat heraus, daß die Cecropien in keiner Weise eines Ameisenschutzes bedürftig sind. Die Cecropie bedarf zu ihrem Gedeihen der Azteca-Ameisen so wenig, wie der Hund der Flöhe. Wenn die übrigen zugunsten der natürlichen Zuchtwahl vorgebrachten Beweise ebenso stichhaltig sind, wie dieser so oft und mit Vorliebe erörterte Fall, so ist die Selektionslehre überhaupt wertlos, wie das denn seit langem meine Überzeugung ist. Eben mit Rücksicht auf weittragende, allgemeine Bedeutung dieser Angelegenheit, habe ich sie einem eingehenden Studium unterworfen, dessen Resultate im folgenden mitgeteilt werden sollen.

4. Das Nest im älteren Stamme.

Am 1. März 1906 wurde ein Stamm von 6,5 m Höhe untersucht, nachdem er in drei Teilstücke geschnitten und die Ameisen vergiftet worden waren. Der Stamm hat an der Basis einen Durchmesser von 10 cm, am Gipfel einen solchen von 8 cm. Während aber die Axialhöhlung nach unten hin sehr schmal und in der Höhe von 70 cm über dem Boden nur 8 mm weit ist, hat sie dicht unter dem Gipfel, resp. unter den Ästen einen Durchmesser von 42 mm (bei 65 mm Dicke des Stammes), und in 3,90 m Höhe über dem Boden einen Durchmesser von 55 mm (bei 80 mm Stammdicke). Die Gipfelpartie mißt oberhalb der Äste 12 cm im Achsenteil oder 25 cm mit Einschluß der Endknospe. Es sind zwei wagerecht vom obersten Ende des Stammes abgehende Äste von je ungefähr 1 m Länge und 2–3 cm

Durchmesser vorhanden. Die Äste sind hohl und durch Septen gekammert. Die einzelnen Kammern sind vermittelst Durchbohrungen der Septen in Kommunikation gebracht. Sie sind von Ameisen bewohnt, hier und da mit einem ziemlich weiten Stoma versehen, aber frei von Stomatomen. Gegen den Stamm hin verjüngt sich die Asthöhle zu einem engen, nur 4 mm breiten Kanale. Die obersten 6—7 Kammern der Äste sind uneröffnet, die ihnen folgenden sind ebenfalls mit weichem Markgewebe ausgekleidet, welches aber schon nicht mehr die saubere, weißliche Färbung der obersten Kammern trägt. In den Genuß des Innenparenchyms teilen sich in den bereits geöffneten Kammern mit den Ameisen zahlreiche Cocciden (*Lachnodiella cecropiae* von der Subfamilie *Dactylopiinae*). Es sind aber nur die zartesten, innersten Schichten des Parenchyms, welche abgetragen werden, wenigstens an den Wandungen, während die Septen so gründlich bearbeitet werden, daß von ihnen nur die harte, zentrale Wandung stehen bleibt. Auch diese erhält sich nicht intakt, da in ihr eine Kommunikationsöffnung hergestellt wird. Stomatome waren an den Ästen nicht vorhanden und ebenso wenig in der ganzen oberen Hälfte des Stammes. Bemerkenswert ist, daß die Äste das Prostoma wohl entwickelt aufweisen, sowie auch die davon ausgehende Furche und ferner, daß das Stoma als eine ovale oder rundliche 1—2 mm lange Öffnung im Prostoma geöffnet ist. Es sind aber nur einige, wenige Kammern, in welchen sich ein Stoma vorfindet.

Die ganze Gipfelpartie ober- und unterhalb des Abganges der Äste besteht aus engen Kammern, welche durch überaus starke, 6—8 mm dicke Septen von einander getrennt werden. Diese Septen sind in ihren lockeren Außenschichten stark benagt und grubenförmig ausgehöhlt. An vielen Stellen ist dieses an Hollundermark erinnernde, aber genießbare, ein wenig bitterlich schmeckende Gewebe bis auf die harte Innenschicht abgetragen. An vielen Stellen ist auch letztere zumal am Rande durchnagt. Besonders die Schildläuse graben sich förmlich in diese Masse ein, in welcher die größeren von ihnen grubenförmige Vertiefungen herstellen, in deren Tiefe sie unter ihrem Leibe die Jungen versteckt halten.

Je weiter man sich von der Gipfelpartie aus den mittleren und unteren Teilen der Stammhöhle zuwendet, um so mehr sind die Septen der weichen, korkartigen Rindenschicht beraubt. Diese weiche Schicht läßt sich wie Wachs zusammendrücken und kneten. Die geknetete Masse verglimmt ohne besondere Nebenerscheinungen an der Flamme.

Unterhalb des Gipfels folgen einfache Kammern mit durchbohrten Septen, welche meist etwa 20 mm von einander entfernt stehen. Stomata sind nur in geringer Zahl vorhanden und zum Teil ziemlich groß, 10 mm lang bei 2 mm Weite. Zwei dieser größeren Stomata befanden sich 46 mm in gerader Linie von einander entfernt.

Im unteren Stücke des Stammes bis zur Höhe von etwa 1 m sind die Kammern leer und ihre Septen intakt, weiter nach oben folgen Kammern,

deren Septen durchbohrt, die aber im übrigen leer sind. Stomatome waren an diesem Stamme nur in ganz geringer Menge, teils der Wandung, teils den Septen anhängend, zu finden.

In der Höhe von 2,50 m über dem Boden befindet sich die Höhle für das Zentralnest. Die Stammhöhle ist hier durch Abtragung der inneren Holzschichten von 4 auf 5,5 cm Durchmesser erweitert.

Dementsprechend ist die äußere Schicht der Holzmasse verdickt; schon äußerlich konnte daran die Lage des Nestes erkannt werden. Das Nest ist 16 cm lang bei 5 cm Durchmesser. Es besteht aus einer größeren Anzahl graubrauner biegsamer Lamellen von der Stärke kräftigen Papieres. Die Lamellen liegen teils konzentrisch, teils horizontal; viele von ihnen sind gespalten und dadurch entstehen niedrige unregelmäßige Kammern, welche unter einander anastomosieren. Das Nest nahm den Raum von 5 Kammern ein, deren Septen zum Teil mit in den Bau einbezogen waren. Besonders galt dies von dem Septum, welches die oberste der 5 Kammern von der folgenden abtrennte; offenbar war diese Kammer erst vor kurzem dem Neste angeschlossen worden. Über ihr folgte eine leere Kammer und dann weiter 5 Kammern, in welchen sich je 2—3 horizontale an den Rändern eingerollte Lamellen befanden, zwischen welchen Brut von verschiedenen Altersstufen angesammelt lag. In den weiter nach oben folgenden Kammern wurde mit Ausnahme von zweien, nicht sehr weit davon entfernten, welche ebenfalls kautschukartige Lamellen und etwas Brut enthielten, Larven oder Eier usw. nicht mehr gefunden. In dem Nest selbst fanden sich massenhaft Eier, Larven und Nymphen, sowie Arbeiter und eine Königin.

Eine breite Ausgangspforte besaß dieses Nest nicht. Etwas unterhalb und oberhalb des Nestes existierte je ein, nur wenige mm weites Stoma. Ein etwas weiter unterhalb gelegenes, größeres Stoma war bereits wieder zugewachsen.

Bei älteren Bäumen ergibt sich gerade hierin eine Änderung, insofern in der Höhe meist von 3—4 m über dem Boden und in der Nähe des Nestes eine große lange Hauptpforte eröffnet wird, durch welche sich gleichzeitig viele Ameisen nach außen hervorstürzen können. Die in Taf. X Fig. 5 abgebildete Hauptpforte des Nestes Nr. 2210 ist außen 35 mm lang bei 1—2,5 mm Weite, innen 18 mm lang und 5 mm weit. Die Schwierigkeit bei ihrer Herstellung besteht für die Ameise nicht in der Durchbohrung des weichen Holzes, sondern der der Rinde und der nach deren Verletzung entstehenden verdickten Randzonen. Ich habe ein großes Nest untersucht, in welchem die hypertrophische Wucherung der Rinde die Pforte völlig verschlossen hatte, wodurch die Ameisen gezwungen waren, viel höher, oben am Stamm ihre erste stomaartige Pforte anzulegen, resp. zu benutzen. Davon abgesehen ist der Bau des Nestes bis auf seine bedeutendere Größe der gleiche. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, daß in diesen großen Nestern älterer Stämme während des ganzen

Sommers in Menge Geschlechtstiere angetroffen werden, sowie auch Larven und Nymphen von Männchen und Weibchen.

Das in Taf. IX Fig. 1 abgebildete Zentralnest Nr. 2210 hat eine Länge von 18 cm bei 7 cm Durchmesser. Die Stammhöhle, welche oberhalb und unterhalb des Nestes 50—55 mm weit ist, erweitert sich in der Mitte des Nestes auf 75 mm im Durchmesser; die Dicke der Wandung aber ist über dem Neste so stark wie unterhalb oder oberhalb desselben, nämlich 25—30 mm.

Ein anderes Nest Nr. 2272, aus einem stärkeren Baume stammend, hat eine Nesthöhle von 28 cm Länge und 134 mm Durchmesser. Die Stammhöhle hat unterhalb des Nestes einen Durchmesser von 55 mm, oberhalb desselben einen solchen von 60 mm. Die Dicke der Wandung beträgt oberhalb und unterhalb des Nestes 52—53 mm, einschließlich der 5 mm dicken Rinde, aber über der Mitte des Nestes nur 33 mm. Der Durchmesser des Stammes, welcher dicht über und unter der Stammgalle 160—166 mm beträgt, erweitert sich in der Mitte derselben auf 195 mm, Wäre an diesem Stamme kein hypertrophisches Wachstum des Holzkörpers erfolgt, so würde die Wandungsdecke an der Stelle des Nestes nicht mehr als 13 mm betragen haben. Da somit die Zerstörung der inneren Holzteile eine sehr weitgehende ist, würde der Stamm an dieser Stelle jedenfalls durchgebrochen sein, wenn nicht die reaktive Hypertrophie des Holzkörpers für eine entsprechende Verstärkung der Wandung gesorgt hätte. Derartige Vorkommnisse am Pflanzenkörper bezeichnet man als Gallen, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die von den Ameisen erzeugte Anschwellung des Stammes der *Cecropia adenopus* als eine Ameisengalle aufzufassen ist. Es ist das nicht nur die erste Stammgalle, welche wir kennen lernen, sondern auch die größte existierende Galle überhaupt. In unserer Abbildung Taf. VI erkennt man leicht die durch eine photographische Platte von 18 : 24 cm Größe markierte Stammgalle. Im allgemeinen ist diese bei älteren Bäumen immer deutlicher ausgeprägt, es gibt aber auch viele Bäume, bei denen diese Anschwellung kaum entwickelt und leicht zu übersehen ist. Die Ausbildung der Anschwellung hängt offenbar von dem Grade ab, bis zu welchem die Ameisen die Stammhöhle künstlich erweitern.

5. Das Nest im jüngeren Stamme.

Stämmchen von 2,5—4 m Höhe sind ganz besonders geeignet zum Studium. Einerseits ist es leicht, in ihnen die Ameisen zu töten und sie bequem zu transportieren, andererseits gewähren sie einen sehr guten Überblick über die wesentlichsten Verhältnisse im Neste der Azteca-Ameisen. Unsere Figur Taf. X Fig. 3 zeigt ein Stämmchen von 3,60 m Höhe, welches im Interesse der Photographie in vier Stücke geschnitten wurde, von denen die beiden obersten in der Mitte neben einander stehen, die basalen nach

außen gerückt sind, während die beiden mittleren Stücke von 94 cm Länge aus Versehen verkehrt neben einander gestellt wurden. Das basale Stück, 86 cm lang, hat oben einen Durchmesser von 39 mm, wovon 6 mm auf den zentralen Kanal entfallen. Von den Kammern haben die dritte und achte, von oben gezählt, je einen Stomatom. Die Septen der Kammern sind nicht durchbohrt. An dem zweiten Stücke ist die unterste Kammer noch geschlossen, während die folgenden durch Öffnungen in den Septen unter einander in Kommunikation gebracht sind. Dieses Stück hat oben einen Durchmesser von 40 mm, wovon 25 mm auf den zentralen Hohlraum entfallen. Dasselbe enthält 35 Kammern, welche ebenso wie die des Basalstücks nach außen gänzlich geschlossen sind, also der Stomata entbehren. In der Höhe von 65 cm, von unten an gerechnet, trifft man die erste Kammer mit Querlamellen für die Brut. Diese Lamellen sind taschenförmig angeordnet, mit den Rändern etwas nach oben eingekrümmt, und oft entspringen von ihnen divergierend weitere Lamellen. Dieselben sind zumeist weich und biegsam, erhärten aber an der Luft im Verlauf von einer Woche vollkommen. Zwischen den Lamellen findet man Eier, Larven und Nymphen der Ameisen. Das dritte Stück enthält 25 Kammern, von denen viele mit Brutlamellen und Larven mehr oder minder erfüllt sind. In der unteren, größeren Hälfte von 50 cm Länge fehlen auch in diesem Stücke noch die Stomata, während in der oberen Hälfte deren zwei angetroffen wurden.

Das letzte oder Gipfelstück enthält 28 Kammern. Der Durchmesser beträgt oben 55 mm, die Wanddicke aber nur 3 mm. Es finden sich in diesem Stücke 9 Stomata. Die obersten 12 Kammern sind nicht mit Brutlamellen besetzt und von hellerer Farbe als die übrigen. Von ihnen sind die obersten sechs intakt, die folgenden zugänglich durch Öffnungen in den Septen, deren Größe in diesem Stücke von 5—12 mm Durchmesser wechselt. Nur in wenigen Kammern wurden in diesem Stücke Stomatome beobachtet. Auch in dem nach unten folgenden Stücke ist die Zahl der Stomatome nur eine mäßige, dieselben entsprechen ihrer Lage nach einem Stoma, welches aber verwachsen ist. Einige Septen sind von mehreren Löchern durchbohrt. In einer der Brutkammern wurde die Königin neben zahlreichen Eiern angetroffen. Geflügelte Geschlechtstiere wurden in diesem Stamme nicht gefunden. Die Lamellen zur Aufnahme der Brut bestehen aus derselben Masse, welche die obersten Kammern auskleidet. In einem Gewirre von Fasern und Fäden liegen ovale, helle, stark lichtbrechende Körperchen. Diese Masse, welche für den Bau der Brutlamellen und weiterhin auch für jenen des Zentralnestes Verwendung findet, scheint etwas mit kautschukartiger Substanz durchsetzt zu sein.

6. Erste Anlage und Metamorphose des Nestes.

Die Besiedelung der Ameisen beginnt bei Pflanzen von 1—2 m Höhe, ich habe aber auch schon solche von 50 cm Höhe mit ihnen besetzt ge-

funden. In dieser Hinsicht kommen den verschiedenen Lokalitäten entsprechend große Unterschiede vor. In meinem Hauptbeobachtungsgebiete, 8—10 km von dem Museumsgebäude entfernt in den Ypiranga-Waldungen, sind Bäumchen von 2 m Höhe noch öfters ameisenfrei, während bei Rio Grande an der Bahn von São Paulo nach Santos nicht selten schon ganz junge und schwache Pflänzchen von Ameisen besetzt sind. Von letzterem Orte habe ich im letzten Frühjahre, im Monat Oktober eine größere Anzahl junger Pflanzen von durchschnittlich 1 m Höhe untersucht und dabei die Art kennen gelernt, wie die ersten Kolonien, Primordial-Kolonien, angelegt werden. Das Verhältnis stellt sich danach folgendermaßen. Hat das vom Hochzeitsfluge kommende junge Weibchen eine geeignete kleine *Cecropia*-Pflanze aufgefunden, so entledigt es sich zunächst der fernerhin nicht mehr nötigen Flügel und sucht dann eine zur Einbohrung geeignete Stelle auf, welche stets ein Prostoma ist. Hier nagt sie ein Loch, durch welches sie in das Innere der Kammer einschlüpfen kann, und zwar geschieht dies, soweit ich nach meinen Erfahrungen urteilen darf, bei Nacht. Mehrmals habe ich den Versuch gemacht, Weibchen, welche einer gespaltenen Pflanze entnommen wurden, in die sie eben erst sich eingebohrt hatten, zu veranlassen, in ein geeignetes frisches Stammstück aufs neue sich einzubohren. Sie entsprachen willig dem an sie gestellten Verlangen. Nach beendeter Durchbohrung des Prostoma verstopften sie das neu geschaffene Loch mit einem Pfropfen klebriger weißer Masse, welche sich als von der Innenwand der Kammer abgeschabte Parenchymmasse erwies.

In der Kammer, deren Öffnung bald wieder verwächst, ist das Weibchen zunächst zur Untätigkeit verurteilt, da einige Zeit vergeht, bis es zur Ablage von Eiern schreiten kann. Zur Ernährung stehen ihm zwei verschiedene Nahrungsmittel zu Gebot: das Stomatom und das Innenparenchym der Kammer. Letzteres ist weich und saftig und zieht auch andere Tiere an, namentlich einen kleinen Rüsselkäfer und Schildläuse. Das Stomatom ist eine kompakte, von der Bißstelle ausgehende Wucherung, der ich einen besonderen Abschnitt gewidmet habe. Die nicht verdaulichen, kleinen, faserigen Stücke werden wieder ausgespieen und bleiben irgendwo an der Wand oder dem Boden hängen. Zur Entleerung der schmierigen, gelbbraunen Exkremente dient fast immer die Decke, nur ausnahmsweise der Boden der Primordialkammer. Die Zahl der zuerst abgelegten Eier und der aus ihnen aufgezogenen Arbeiter ist nur eine geringe, 6—10 nicht übersteigend. Die Larven sind zylindrisch mit verjüngtem, etwas hakenförmig eingebogenem, kleinem Kopfe. Da sie fußlos und unbeweglich sind, vermögen sie sich nicht selbst zu ernähren, sondern sie werden von dem Weibchen mit Speisebrei gefüttert, resp. von Mund zu Mund geätzt. Dies habe ich bis jetzt nicht direkt beoabachten können, es geht aber aus den mancherlei sonstigen von mir mitgeteilten Beobachtungen klar hervor. Sind die ersten Arbeiter ausgeschlüpft, so verläßt die kleine Kolonie mit ihrer

Mutter die Kammer und wandert in eine höher gelegene Kammer aus. Zu diesem Zwecke wird das Stomatom bis auf die Wurzel abgetragen und das Stoma wieder geöffnet. In der verlassenen Kammer wächst von dem Stoma her ein neues, großes Stomatom, welches weit in das Lumen der Kammer vorspringt und sich fernerhin unverändert erhält. In Kammern, welche nie besiedelt wurden, bildet sich kein Stomatom. Die Septen zwischen den Kammern werden von diesen ersten oder Vorkolonien, die ich fernerhin als Primordialkolonien bezeichnen werde, nie durchbohrt.

Zuweilen kommt es vor, daß das Weibchen über dem Brutgeschäfte hinstirbt und dann findet man es in der Kammer wohlerhalten vor, in welche das völlig ausgereifte Stomatom hineinragt.

Die unteren Teile der jungen Cecropie, bis zur Höhe von 1—1,5 m, dienen also nur provisorisch zur Erzeugung von Vorkolonien, und aus diesen ihrerseits geht dann in dem oberen Teile der *Cecropia* ein einziges Volk mit nur einer Königin hervor. Wo innerhalb der Pflanze zwei Königinnen einander treffen, gibt es einen Kampf auf Tod und Leben. Der Zufall hat es gefügt, daß ich einen solchen Kampf sicher feststellen konnte. In dem Wunsche, das Einbohren des jungen Weichens in die *Cecropia* beobachten zu können, brachte ich fünf solcher junger Königinnen in ein großes Beobachtungsglas. Ich hatte dieselben aus kleinen *Cecropia*-Pflanzen entnommen, in welche sie erst kurz zuvor sich eingebohrt haben mußten. Ich brachte dann 4 Stücke von frischen, jungen, noch nicht angebohrten Cecropien in das Glas und hoffte, sie würden alsbald an die Arbeit gehen. Das geschah aber nicht. Die 5 Weibchen hausten ganz friedlich mit einander, untersuchten die Stengel und besonders deren Prostomas, und so verging die erste Nacht und der folgende Tag. Am nächsten Morgen waren alle verschwunden. Zu meinem Erstaunen wies aber nur einer der Stengel eine Bohrstelle auf. Bei Spaltung desselben traf ich dann ein lebendes Weibchen in der Kammer und an deren Grunde die 4 getöteten Rivalinnen.

In einem anderen Falle fand ich beim Spalten einer jungen Pflanze in einer Kammer eine lebende und eine tote Königin vor. Letztere hatte sich den Zugang zur Kammer erzwungen, indem sie dem Stoma gegenüber eine Öffnung in die Wand eingebissen hatte. Die am Leben gebliebene Königin hatte den Körper der Rivalin mehr oder minder mit den sägemehlartigen ausgespieenen Fasermassen überdeckt.

Da wo Cecropien und ihre Ameisenkolonien massenhaft vorkommen, werden nicht nur schon sehr junge Cecropien mit Primordialkolonien von den Aztecas besetzt, sondern es ist auch die Zahl dieser Vorkolonien eine sehr große, von 5—10 oder darüber schwankend. Alle diese Primordialkolonien verschmelzen in dem etwa 3 m hohen Stamme in eine einzige den oberen Teil des Stammes bewohnende Dauerkolonie. Von den zahlreichen jungen Königinnen aber, welche in den unteren, nunmehr verlassenen Stockwerken des Stammes die Grundlage für den zukünftigen Staat schufen,

bleibt nur eine in der definitiven Kolonie erhalten. Die Ameisenbevölkerung des Baumes geht damit aus dem polygamen Zustande in den monogamen über. An Stelle der zahlreichen kleinen isolierten Kolonien tritt eine mächtige einheitliche. Der Staatenbund wird zum Bundesstaat.

In welcher Weise bei dieser gewaltsamen Umgestaltung des Staatshaushaltes die überzähligen und fernerhin entbehrlichen Königinnen beseitigt werden, ist nicht bekannt, und Vorgänge dieser Art, welche sich im Innern der Stammhöhlung zutragen, entziehen sich auch naturgemäß der direkten Beobachtung. Daß die rivalisierenden Königinnen, wo sie aufeinander stoßen, einander ernstlich bekämpfen, haben wir festgestellt. Es ist aber die Frage, ob allein die überlebende Königin die Ermordung der übrigen Königinnen ausführt. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß, sobald einmal der Dauerstaat organisiert ist, die Königin desselben sich lediglich dem Brutgeschäfte, resp. der Eiablage widmet, und daß alsdann die Arbeiter ansschließlich die Verteidigung des Stockes und die Bekämpfung eindringender Feinde übernehmen, zu welch letzteren dann auch neu eindringende, überzählige Weibchen gehören würden. Die gewaltsame Beseitigung überzähliger Königinnen ist ein Seitenstück zur Drohnenschlacht. Die Königinnenschlacht bei Azteca mülleri ist eine normale und notwendige Erscheinung. Sie ist bedingt durch die monarchische Einrichtung des Ameisenstaates und überhaupt der meisten sozialen Hymenopteren. Für die sozialen Wespen Brasiliens konnte ich die auch von meinem Sohne Rudolpho v. Jhering bestätigte, überraschende Tatsache der gleichzeitigen Anwesenheit vieler befruchteter Weibchen bei Polybia und verwandten Gattungen nachweisen. Bei den Ameisen aber ist, soviel ich weiß, die Zahl der Königinnen in der Regel auf eine beschränkt.

Auffallend erscheint unter diesen Umständen nur die große Zahl der Primordialkolonien einer einzelnen jungen Pflanze, aber auch sie läßt sich leicht als rationell erkennen. Die untersten, sonst ohne Verwendung bleibenden Kammern dienen auf diese Weise zur Erzeugung zahlreicher kleiner Völker. Dieselben finden willkommene Verwendung bei der Begründung des Dauerstaates, und die einzige mit ihrer Erzeugung verbundene Unzulänglichkeit, die Koexistenz zahlreicher Königinnen in demselben Cecropien-Stamme, wird durch die Königinnenschlacht mit Leichtigkeit beseitigt. Nur ein Punkt bleibt mir hierbei unklar, das gelegentliche Eindringen mehrerer Königinnen in dieselbe Kammer. Offenbar bietet die einzelne kleine Kammer nicht Raum für die Aufzucht von mehreren Primordialkolonien; der Kampf der rivalisierenden Königinnen ist daher ein notwendiger, eine Frage der Existenz. Warum aber läßt die legitime Besitzerin der Brutkammer weitere Rivalinnen in dieselbe überhaupt eindringen? Man sollte meinen, es müsse ihr ein Leichtes sein, dem Eindringlinge aus sicherem Hinterhalte den Kopf abzuschneiden. Doch vielleicht gelingt es ihr nicht, das harte Chitinskelett von Kopf und Thorax zu durchbeißen;

sie wartet daher auf das Erscheinen des weichen Hinterleibes. An den getöteten Königinnen fand ich auffällige Bißwunden nicht vor. Leider habe ich es versäumt, eine sorgfältige anatomische Untersuchung anzustellen; ich hoffe dies bei Wiederholung des Experimentes nachholen zu können. Die Inspizierung der Leichen legte mir den Gedanken nahe, daß die Tötung nicht durch schwere, körperliche Beschädigungen erfolgt sei, sondern durch giftige Wirkung des Bisses, sei es, daß dieser überhaupt tödlich wirke, sei es, daß er das abdominale Nervenmark getroffen und paralysiert habe.

Wie schon früher bemerkt, kommen in bezug auf die erste Besiedelung der jungen Cecropien große Unterschiede vor. Die Koexistenz zahlreicher Primordialkolonien beobachtete ich namentlich an den Cecropien der Station Rio Grande. In dem ca. 8 km vom Museum entfernt gelegenen Ypiranga-Wald liegen die Verhältnisse wesentlich anders, und bleiben junge Pflanzen oft, bis sie eine Höhe von 1,5—1,8 m erreichen, gänzlich ameisenfrei. Unter diesen Umständen nimmt in der Regel die Inhaberin der ersten und einzigen Primordialkolonie ohne weiteres die Führung der permanenten Kolonie an sich, ohne daß es also zu einer Königinnenschlacht käme. Auch in diesem Falle aber wird die Kammer, in welcher die Primordialkolonie entstand, verlassen, und weiter oben nahe dem Gipfel der Dauerstaat begründet. Am 3. März 1906 beobachtete ich in dieser Hinsicht einen instruktiven Fall. Eine junge 1,86 m hohe Cecropie besaß am Gipfel ein kurz zuvor begründetes Dauernest, dessen Hauptsitz die fünfte Kammer von oben bildete. Sie besaß ein weites, an der gewöhnlichen Stelle angelegtes Stoma, und eine andere Öffnung stellte die Kommunikation her mit der vierten noch ziemlich unentwickelten Kammer. Die drei obersten noch in der Entwicklung begriffenen Kammern waren leer. Die Königin befand sich in Begleitung von 8 Arbeitern, und es war schon reichlich Brut vorhanden. Es fand sich nur eine Nymphe vor, aber eine größere Anzahl von Larven verschiedener Größe und sodann Eier und Müllersche Körperchen in großer Menge. Letztere waren namentlich am Boden der fünften Kammer massenhaft abgesetzt. Sie sind oval, weiß und glänzend, 1,2 mm lang und überall mit schrägen Furchen und Leisten versehen. An einem gewöhnlich dem Lumen der Kammer zugewendeten Pole gewahrt man eine Grube, welche von einer scharfen Linie begrenzt ist. Durch ihre bedeutende Größe unterscheiden sich die Müllerschen Körperchen auf den ersten Blick von den sehr viel kleinen Eiern, die ziemlich schmal und oval sind, und eine Länge von 0,5 mm haben.

Weiter unten in demselben Stämmchen, 24 cm von der fünften Kammer entfernt, befand sich die Primordialkammer. Sie war leer und unrein. Ein vierlappiges erst 1—2 mm hohes Stomatom wucherte vom Stoma aus gegen das Innere der Kammer. Die Wände der letzteren waren abgenagt, mißfarben, hier und da mit Fetzen ausgespieener Nahrungsteile besetzt. Am Boden befand sich etwa ein Dutzend schon etwas eingeschrumpfter Müller-

scher Körperchen. An der Decke klebte als eine große, braune, schmierige Masse die Anhäufung der Exkremente der jungen Königin. Auch bei einer Reihe von weiteren ähnlichen Objekten war in der Regel die Decke, selten der Boden der Kammer zum Abtritt der Primordialkammer eingerichtet. Das Stoma war schon durch die Stomatombildung geschlossen.

Weitere Ameisenkolonien wurden in dieser Pflanze nicht beobachtet. Ein Punkt, für den ich den Beweis nicht erbringen kann, ist die Annahme, daß die Primordialarbeiter, deren Königinnen getötet worden, in die Dauerkolonie aufgenommen würden. Ich habe einige Male in einer der Kammern des Nestes im jüngeren Stamme eine tote Königin gefunden, nie aber tote oder vertrocknete Arbeiter. Offenbar ist den Ameisen die Entfernung des großen und schweren Körpers der getöteten Königin nicht möglich, während sie tote Arbeiter mit Leichtigkeit forttragen. Läßt man einen abgehauenen jungen Stamm mit lebenden Ameisen auf dem Boden liegen, so entfernen sich dieselben nicht von der Pflanze, sondern gehen in ihr im Verlaufe von 5—10 Tagen aus Nahrungsmangel zugrunde. Mit größter Regelmäßigkeit tragen die überlebenden die Leichen der abgestorbenen Ameisen heraus, welche sich vor den Stomata anhäufen, zugleich mit Brut, Bruchstücken von Brutlamellen und anderem Kehricht.

Daß die überlebenden Primordialarbeiter nach der Königinnenschlacht in dem Dauerstaate Aufnahme finden, ist lediglich eine Vermutung von mir, die sich auf das relativ schnelle Anwachsen der Individuenzahl des neuen Staates stützt. Im übrigen verhalten sich die Aztecas eines Stammes gegen solche anderer Bäume genau ebenso feindlich, wie gegen Ameisen anderer Gattungen. Ich habe wiederholt den Versuch gemacht, Aztecas eines Bäumchens auf die Blätter eines anderen ebenfalls von Ameisen besetzten Stammes zu bringen und stets beobachtet, daß sie gerade so, wie beliebige andere fremde Ameisen, vom Blatte heruntergestoßen oder fortgejagt wurden. Wie man weiß, haben die verschiedenen Kolonien einer Ameisenart einen eigenartigen Geruch, an dem sie von den anderen Individuen derselben Art als Freund oder Feind erkannt werden.

Diese Beobachtungen beziehen sich auf mehr oder minder definitiv organisierte Staaten. An jungen Stämmchen, solange noch zahlreiche Primordialkolonien in demselben existieren, ist das Verhalten der nigella-Arbeiter unter einander kein feindseliges. Instruktiv waren in dieser Hinsicht Beobachtungen, welche ich Mitte September 1906 anstellte, also zu Ausgang des Winters oder ganz im Anfange des noch relativ kalten, unfreundlichen Frühjahres. Ich untersuchte eine größere Anzahl junger Imbauvas, welche von Alto da Serra stammten und durchschnittlich 1,5—2 m hoch waren. In allen fanden sich zahlreiche Primordialkolonien vor auf den verschiedensten Stadien der Entwicklung. Die Arbeiter waren alle von der nigella-Form. Die obersten Kammern waren zumeist wohl schon als Dauerkolonien eingerichtet, mit freiem Ausgange und hier und da auch mit

Durchbohrung einiger Septen. Daneben existierten aber weiter unten auch einzelne Primordialkammern mit Königin und einer Anzahl Arbeiter, deren Stomas geöffnet waren. In all diesen frei nach außen kommunizierenden Kammern fanden sich massenhaft Müllersche Körperchen vor. Die Arbeiter der verschiedenen jungen Kolonien verkehren also gleichzeitig und harmlos neben einander auf demselben Bäumchen. Auch die verschiedenen jungen Königinnen bleiben unbehelligt, solange sie in ihrer Primordialkammer sich aufhalten, und deren Septen keine Kommunikationsöffnungen besitzen. Verlassen sie aber ihre Primordialkammer und treffen sie irgendwo mit einer anderen Königin zusammen, so gibt es unfehlbar einen Kampf auf Tod und Leben, bei welchem zuweilen beide Rivalinnen umkommen. In einem der Bäumchen waren die obersten Kammern schon bewohnt, aber ohne Königin, da sich in der Hauptkammer friedlich neben einander liegend die Leichen der beiden Rivalinnen vorfanden; es waren in diesem Falle noch eine ganze Anzahl von mit jungen Königinnen besetzten Primordialkammern vorhanden, so daß also eine der zunächst auswandernden Königinnen die Führung der Dauerkolonie würde übernommen haben. Die gleichzeitige Existenz zahlreicher, junger Königinnen ist daher eine dem Staatshaushalte der Ameisen durchaus widersprechende Erscheinung, die entweder eine mehr oder minder zufällige Nebenerscheinung repräsentiert oder den Zweck hat, durch die Verschmelzung mehrerer oder zahlreicher Primordialkolonien das besonders gefährdete, individuenarme Anfangsstadium der Dauerkolonie rascher überwinden zu helfen. Daß tatsächlich solche junge Kolonien im Winter in ihrer Existenz besonders gefährdet sind, haben meine Experimente dargetan, indem einige junge zu Anfang dieses Jahres schon gut prosperierende Azteca-Kolonien in jungen Imbauvas im Laufe des Winters 1906 wieder eingingen.

Aus den zuletzt mitgeteilten Beobachtungen ergeben sich einige interessante Folgerungen. Zunächst ist es sehr auffallend, daß auch im Winter die Erzeugung von Geschlechtstieren und die Besiedelung junger Cecropien durch neue Königinnen keine Unterbrechung erleidet. Vielleicht gibt es keine andere Gattung von Ameisen, bei welcher so ununterbrochen, wie bei Azteca, die Erzeugung von Geschlechtstieren und die Anlage neuer Kolonien sich vollzieht.

Von Interesse ist es, ferner festzustellen, daß die Erzeugung von nigella-Arbeitern auch im Winter keine Unterbrechung erleidet. Der Übergang dieser Arbeiterform in die des mülleri-Arbeiters, welchen ich noch nicht direkt beobachtet habe, muß sich daher in Bäumen von mehr als 2 m Höhe vollziehen.

Noch einige Einzelheiten seien hier erwähnt.

Zum ersten Male beobachtete ich bei diesen Imbauvas von Alto da Serra das Vorkommen einer Schlupfwespe. Diese, eine ziemlich große Chalcidiide, wurde im Innern eines Stämmchens inmitten der Ameisen

angetroffen. In einem dieser Stämmchen waren zwei an einander stoßende Kammern von einer Kolonie von Crematogaster eingenommen, welche reichlich Brut, aber keine Königin enthielt. Sowohl die höher nach oben gelegenen, als die nach unten folgenden Kammern waren mit Primordialkolonien von Azteca besetzt. Auch dieser Umstand zeigt, daß die nigella-Arbeiter, wenigstens in den ersten Stadien der Begründung des Nestes, weniger unduldsam oder weniger mutig sind, als späterhin.

In einem der Stämmchen waren die obersten Kammern abnormer- oder krankhafterweise ganz erfüllt von weichen, gallertartigen, hypertrophischen Exkreszenzen, zwischen denen verschiedene lange, schmale Dipterenlarven angetroffen wurden. In einem anderen Falle wurden einige Fliegen aus einer solchen mit Mulme erfüllten Kammer gezüchtet, welche zur Gattung Drosophila gehörten, deren Larven sich regelmäßig in vermoderten Pflanzenteilen, faulendem Obst usw. entwickeln.

In verschiedenen anderen Fällen wurden junge Cecropien, von einer etwas abgelegenen Lokalität stammend, untersucht, welche lediglich mit Primordialarbeitern resp. Azteca nigella besetzt waren. In allen diesen durchschnittlich 2 m hohen Stämmchen war das Dauernest schon konstituiert, und schon eine Reihe von Kammern in den Bereich des Nestes gezogen. In einem Falle war bei der Durchlöcherung der Septen eine Primordialkammer angeschnitten worden, in welcher die getötete Königin lag. Weiter nach unten folgten unter dem Dauerneste immer Primordialkammern, deren Zahl im allgemeinen zwischen 3 und 11 variierten. Dieselben waren immer leer mit verwachsenem Stoma und reich entwickeltem Stomatom. Die fast immer oberständige, stark eingetrocknete Fäkalmasse fehlte nie. Auf je 4—5 leere Kammern entfiel in der Regel eine, welche eine tote Königin enthielt. Es kommt also relativ häufig vor, daß eine Königin über der Anlage einer Primordialkolonie hinstirbt. Daß sie nicht von anderen Ameisen getötet sein konnte, beweisen in diesem Falle die intakten Septen und das verwachsene Stoma.

Bei diesen Studien bemerkte ich, daß Ameisen verschiedener Kolonien, obwohl derselben Spezies angehörig, sich stets als Feinde behandeln. Bringt man in ein gespaltenes Imbauva-Stämmchen, welches von Aztecas bewohnt ist, eine Azteca aus einem anderen Stämmchen, so fallen die Bewohner sofort über dieselbe her, und einer derselben gelingt es schließlich, sie zu packen, meist am Kopfe, zumal an den Mandibeln, um sie aus der Wohnung hinaus zu schaffen.

Ist erst einmal der Dauerstaat geschaffen, so ist im wesentlichen auch die soziale Organisation der Kolonie beendet. Die weiteren noch auftretenden Modifikationen betreffen, von dem schließlichen Auftreten geflügelter Geschlechtstiere abgesehen, wesentlich nur die schon im vorausgehenden beschriebene Metamorphose des Nestes: Während in jüngeren Stämmen von 2—5 m Höhe eine größere Reihe von Kammern, die nicht selten

gruppenweise zusammenliegen und in der Regel je durch eine Anzahl leerer Kammern getrennt sind, die Brut in eigens dafür gebauten Säcken und Taschen enthalten, entsteht im älteren Stamme das große Metropolitannest. Zur Bildung desselben verschmelzen die Bruttaschen einer Reihe von benachbarten Kammern, welche sukzessive die nächstgelegenen noch an sich angliedern, wie etwa eine Großstadt die Vororte in ihren Bereich zieht. Mit der Ausbildung des Metropolitannestes ist das frühere Stadium der isolierten multiplen Kammernester überwunden, indem die früher begonnenen Einzelnester verlassen und schließlich abgetragen werden.

Eine wesentliche Verschlechterung in den Existenzbedingungen der Ameisen bringt das Dickenwachstum des Stammes der *Cecropia* mit sich. Zwar alteriert dasselbe die Weite der Stammhöhle nicht, wohl aber verschließt es sukzessive die Stomata. So kommt es, daß die große Menge der funktionierenden Stomas am Gipfel und in den Ästen des Baumes gelegen ist. Da nun aber das Metropolitannest den einmal okkupierten Platz jederzeit beibehält, so wird allmählich die weite Entfernung der Stomas von dem Neste unbequem und die Kolonie entschließt sich zu einer letzten großen gemeinsamen Arbeit, der Herstellung eines Haupteinganges, welcher als ein 2 mm breiter, 3—8 cm hoher oder langer Spalt in der Nähe des Nestes den Stamm durchsetzt. (Taf. X Fig. 5.)

In jüngeren Stämmen findet man nur Arbeiter, Brut und die Königin. Auch der oben beschriebene Stamm von 6 m Höhe enthielt, obwohl mit Metropolitannest versehen und mitten im Sommer gefällt, weder geflügelte Geschlechtstiere, noch Larven von solchen. Es sind erst die größeren Stämme von 10—20 m Höhe, welche Brut von Geschlechtstieren erzeugen. Solche sind von Oktober bis März, also während der ganzen wärmeren Jahreszeit vorhanden, ob auch im Winter, weiß ich nicht zu sagen, da ich in jener Jahreszeit keine Nester untersuchte. Zum Schlusse sei hier noch auf das in Taf. IX Fig. 2 abgebildete äußere Nest hingewiesen. Dasselbe wurde auf dem Corcovado bei Rio de Janeiro auf einer mäßig hohen *Cecropia* beobachtet und durch Fällen des Baumes unbeschädigt erlangt.

Ein ähnliches Nest kenne ich von Amparo im Staate São Paulo.

In einer Arbeit über die Nester der Azteca-Ameisen hat Forel sich besonders mit den Kartonnestern beschäftigt, welche von Azteca chartifex und anderen Arten außen an Bäumen erbaut werden. Es ist nun gewiß merkwürdig, daß gelegentlich auch bei *Cecropia adenopus* ebenfalls solche äußeren Nester gebaut werden. Man kennt jetzt über 80 Arten von Azteca, welche alle in oder auf Bäumen, Sträuchern und Kräutern leben. Für den Augenblick aber, wo sorgfältige biologische Beobachtungen in betreff der großen Mehrzahl dieser Arten noch fehlen, läßt sich nicht beurteilen, welche Lebensweise bei den Azteca-Arten als die ältere und ursprüngliche anzusehen ist. Stellt das hier erwähnte Kartonnest der Imbauva einen atavistischen Rückschlag dar oder ist es Vorstufe einer höheren oder wenigstens

neueren Entwicklung? Zurzeit dürfte diese Frage wohl noch nicht zur Diskussion reif sein.

Ein besonders interessantes Verhältnis ist schließlich noch gegeben in dem Dimorphismus der jüngeren und älteren Arbeitergenerationen. In jungen Pflanzen trifft man schwarze, in alten rotbraune Ameisen an. Letztere repräsentieren die Azteca mülleri Emery, während die schwarzen Arbeiter von Emery als Azteca nigella beschrieben wurden. Dieselben sind nicht nur durch die Farbe, sondern auch durch die Form des Stielgliedes des Abdomens verschieden. Prof. Emery glaubte auch die Weibchen beider Arten unterscheiden zu können, überzeugte sich aber an dem reichen von mir an ihn gesandten Material von der Richtigkeit meiner Auffassung, nach welcher Azteca nigella Em. nichts ist, als der Primordialarbeiter von Azteca mülleri Em. Es ist bekannt, daß die Primordialarbeiter der Ameisen in der Regel kleiner sind, als die Arbeiter der folgenden Generationen, aber in keinem der bisher bekannt gewordenen Fälle ist dieser Unterschied ein so großer, daß er die Unterscheidung der betreffenden Formen als verschiedener Spezies veranlaßt hätte. Das merkwürdigste hierbei ist nun aber der Umstand, daß nicht nur die Arbeiter der Primordialkammern die Gestalt der A. nigella besitzen, sondern, daß auch in der Dauerkolonie zunächst von der Königin noch Arbeiter im Nigella-Stadium erzeugt werden.

Im allgemeinen findet man aber in Stämmchen von 2—3 m Höhe nur nigella-Arbeiter; Übergangskolonien habe ich bisher nicht beobachtet, freilich auch nicht speziell auf diesen Punkt geachtet. Handelte es sich aber um zwei verschiedene Arten, so hätte ich bei der Häufigkeit beider Arten unter den außerordentlich vielen jungen Stämmen verschiedener Größe doch auch junge Nester von A. mülleri antreffen müssen. Dabei ist das Verhältnis der beiden Arten überall, wo diese Ameisen der *Cecropia adenopus* vorkommen, das gleiche.

Emery erhielt Azteca mülleri und nigella aus St. Catharina, ich außer von São Paulo, beide auch aus Rio de Janeiro. Jedenfalls müssen erst weitere Forschungen dies Verhältnis völlig aufklären. Wahrscheinlich erfolgt die Ersetzung der nigella-Arbeiter durch die mülleri-Arbeiter in Stämmchen von 2—4 m Höhe. Außer den beiden bereits angeführten Arten von Azteca, welche in Cecropien im Staate São Paulo leben, habe ich noch eine weitere Art aufgefunden, Azteca lanuginosa Em. Diese Art (Nr. 2394) ist schwarz und wurde in einem ziemlich hohen, alten Baume von *Cecropia adenopus* angetroffen. Diese Art schwärmte von der Imbauva aus auch auf die angrenzenden Bäume und Sträucher hinüber, was bei A. mülleri nie beobachtet wurde.

Jedenfalls haben wir folgende Tatsachen festzustellen: Im Neste des alten Baumes werden lediglich mülleri-Arbeiter, in der Primordialkammer und im Neste der jüngeren Stämme ausschließlich nigella-Arbeiter erzeugt.

Es erhebt sich die Frage, welches die Ursache dieser auffallenden Erscheinung sei, und aller Wahrscheinlichkeit nach ist dieselbe durch den bedeutenden Wechsel in der Ernährung gegeben, welchen das Weibchen in den verschiedenen Stadien seiner Entwicklung unterworfen ist. Das in der Primordialkammer eingeschlossene Weibchen hat neben dem Safte des Parenchyms wesentlich nur eine ergiebige Nahrungsquelle, das Stomatom, ein zuckerhaltiges Pflanzengewebe. Das Weibchen im alten Stamme, welches das Zentralnest nicht verläßt, nährt sich entweder von den dort deponierten Müllerschen Körperchen, oder es wird von Arbeitern geätzt. Auch in letzterem Falle bilden die Müllerschen Körperchen einen integrierenden Teil seiner Nahrung. Die Müllerschen Körperchen sind sehr nahrhaft, sie enthalten Eiweiß und Fett. Der Königin in der Primordialkammer steht also die zuckerhaltige Stomatommasse zur Verfügung, nicht aber Müllersche Körperchen, wogegen der Königin im Metropolitanneste diese fett- und eiweißhaltigen Körperchen zur Verfügung stehen, nicht aber Stomatome. Das bedeutet einen radikalen Wechsel in der Ernährungsweise, der es sehr wohl begreiflich erscheinen läßt, daß auch die entsprechenden Arbeiter Differenzen aufweisen. Auch bei den Bienen beeinflußt bekanntlich Qualität und Quantität der Nahrung die Beschaffenheit der Brut. Auffallend bliebe unter diesen Umständen nur die fernere Erzeugung von Arbeitern des nigella-Stadiums auch in der Dauerkolonie, allein man braucht nur anzunehmen, daß die Königin zunächst die von der Primordialkammer her gewohnte Diät nicht ändert, um auch dieses Verhältnis leicht zu verstehen. Möglich würde der Königin diese Beibehaltung der Diät natürlich sein, da in den jungen bewohnten Stämmchen Stomatome in genügender Zahl vorhanden sind. Zum Teil bleiben diese Stomatome unberührt, ebenso wie diejenigen der verlassenen Primordialkammern; daraus geht hervor, daß die Arbeiter diese Körperchen für ihre eigene Ernährung wenig oder gar nicht schätzen. Es ist somit das Stomatom eine nur in der jungen Pflanze sich bildende Wucherung, deren Bedeutung als Nährmittel fast ganz auf die Ernährung der jungen Königin beschränkt bleibt.

Ist diese meine Auffassung richtig, so wird es wohl möglich sein, experimentell die Erzeugung von nigella- oder mülleri-Arbeitern durch die der Königin gereichte Nahrung zu veranlassen. Ich habe mich davon überzeugt, daß man junge Königinnen, welche zur Nestgründung schreiten, auch in abgeschnittenen Stengelgliedern der Imbauva am Leben und bei der Zucht erhalten kann. Damit sie dabei nicht aus Mangel an Nahrung eingehen, ist es Sache des Experimentes, sie entweder mit Stomatomen oder mit Müllerschen Körperchen regelmäßig zu füttern und das Resultat der Züchtung abzuwarten. Soweit meine Erfahrungen reichen, dürfte der Verbleib der jungen Königin in der Primordialkammer, also von ihrer Einbohrung in dieselbe bis zum Ausschlüpfen in Begleitung der ersten Primordialarbeiter etwas über 2 Monate dauern. Eine wesentliche Ursache

für die Verlängerung dieser Klausur ist in der langen Periode der Untätigkeit des Weibchens gegeben, dessen erste Eier zur Zeit des Hochzeitsfluges noch weit in der Bildung zurück sind und erst in der Primordialkammer ausreifen. Es vergeht daher vom Eintritt in die Primordialkammer bis zur Ablage des ersten Eies ein Zeitraum von 14—16 Tagen. Merkwürdigerweise war dieser Zeitraum für die im Laboratorium in Stengelgliedern von Imbauva gehaltenen Weibchen der gleiche, wie bei denen in freier Natur. Um sie unter den letztgenannten Bedingungen zu beobachten, bringt man ein aus einem Imbauva-Internodium herausgeholtes Weibchen auf eine junge lebende, noch gänzlich ameisenfreie *Cecropia*, wo es behende umherläuft, die Pflanze von oben bis unten untersuchend, um sich schließlich in ein Internodium an der gewohnten Stelle des Prostoma einzubohren. Hat man genügend junge Imbauvas zur Verfügung, so wird es auf diese Weise leicht sein, die Zeitdauer für die einzelnen Phasen der Entwicklung exakt festzustellen.

Merkwürdig ist auch die Resistenz des Nestes in den Imbauva-Stämmen durch Zeiträume, welche nach vielen Dezennien, wo nicht gar nach Jahrhunderten rechnen. Es ist nicht glaublich, daß dieselbe Königin 30, 50 und mehr Jahre sich in demselben Neste stets funktionierend sollte erhalten können. Offenbar muß im Falle des Eingehens der Königin eines der ausschwärmenden jungen Weibchen nach dem Hochzeitsfluge zu dem Stamme zurückkehren, in welchem sie erzogen wurde. Geschieht dies nicht, so geht die ganze Kolonie ein. Daß dies tatsächlich zuweilen vorkommt, beweisen die Fälle, in welchen das Nest der Azteca von anderen Ameisen eingenommen wird. Ich erhielt zweimal solche Nester, in dem einen Falle von Camponotus balzani M., in dem anderen von Solenopsis geminata F. besetzt, doch handelte es sich in einem dieser Fälle um einen abgestorbenen Imbauva-Stamm. Da die Aztecas ihre Nahrung ausschließlich diesem Baume entnehmen, so geht die Kolonie zugrunde, sobald der Baum abstirbt. Dieser wird dann, wie jeder beliebige andere, nicht von Aztecas bewohnte Baum, von Ameisen anderer Art besucht, die dann schließlich auch das verlassene Nest entdecken und sich zu eigen machen.

7. Die Müllerschen Körperchen.

An der Basis des Blattstieles befindet sich bei den Pflanzen von *Cecropia adenopus* und *palustris* ein schildförmiges Polster von kurzen, steifen, braunen Haaren, das Trichilium, zwischen dessen Haaren die Müllerschen Körperchen hervorsprießen. Diese ovalen, weißen Körperchen werden von den Ameisen der *Cecropia* aufgesammelt und in den Bau eingetragen, offenbar, um als Nahrungsmittel Verwendung zu finden. Schimper, welcher Fritz Müllers Beobachtungen bestätigte und ergänzte, hat diese Körperchen von *Cecropia adenopus* genauer untersucht und festgestellt, daß die-

selben Eiweiß und Fett enthalten, also nicht etwa als Exkretionen gelten können, sondern wertvolle Stoffe der Pflanze darstellen, welche diese den Azteca-Ameisen als Gastgeschenk und Anziehungsmittel darbietet.

Genaueres über die Verwendung der Müllerschen Körperchen seitens der Ameisen und überhaupt über die Rolle, welche denselben im Haushalte der Cecropien und ihrer Ameisen zukommt, ist bisher nicht ermittelt worden. Es werden daher die im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen nicht ohne Interesse sein. An Azteca-Ameisen, welche man in Beobachtungsgläsern hält, läßt sich leicht die Verwendung der Körperchen studieren. Dieselben werden aus dem Haarfilze ausgelöst und meistens zunächst nach derjenigen Stelle des Nestes gebracht, an welcher sich die Brut angesammelt findet. In jedem einzelnen Falle ist indessen das Vorgehen der Ameisen ein mehr oder minder verschiedenes. Von besonderem Interesse waren für mich Versuche, welche ich mit einem im Februar 1906 erhaltenen Zentralneste anstellte. Ich brachte zwei Stücke des Nestes in verschiedenen Gläsern unter. In jedem dieser Stücke befanden sich reichlich Arbeiter und Brut in verschiedenen Stufen der Entwicklung. Trotzdem beide Stücke demselben Neste entstammten, verhielten sich die Ameisen in beiden ganz verschieden. In dem einen Glase widmeten die Ameisen alle ihre Aufmerksamkeit der Ordnung des Nestes, sowie der Einsammlung und Unterbringung der zerstreut umherliegenden Larven und Nymphen. Sobald der von mir hineingesetzte Blattstiel mit den Müllerschen Körperchen entdeckt wurde, erregte er große Aufmerksamkeit; die abgeernteten Körperchen wurden sofort nach dem Neste getragen und dort in der Nähe der Brut deponiert.

In dem zweiten Versuchsglase verhielten sich die Ameisen ganz anders, indem sie sich vor allem der Nahrungsaufnahme widmeten. Eine Azteca, welche ein Müllersches Körperchen erbeutet hatte, lief damit nicht zum Neste, sondern suchte, meistens an der Außenwand des Glases, nahe dem Boden, einen stillen Winkel, um das Körperchen zu verzehren. Das eine Ende desselben wurde dabei in den Mund gesteckt, wobei die Vorderbeine und das Flagellum, die umgebogene Endhälfte der Antenne, hilfreiche Dienste leisteten. Es machte einen sonderbaren Eindruck, zu sehen, wie die Antennen, welche sonst nur als Tastorgane dienen, hierbei gewissermaßen wie Extremitäten funktionierten. Den Mandibeln kam bei diesem Akte nur eine sekundäre Rolle zu, indem sie gelegentlich das unter ihnen gelegene Körperchen etwas bearbeiteten, gewissermaßen kneteten. Das Körperchen selbst ruhte mit dem Vorderende auf der Wand oder dem Boden des Glases. Trotzdem in dieser Weise Ober- und Unterkiefer, Vorderbeine und Antennen stetig und lebhaft bei dem Akte des Fressens beteiligt waren, verringerte sich das Volumen des Körperchens nur langsam. Die einzelnen Details des ganzen Vorganges konnten bei solchen Ameisen, welche sich nahe an der Außenwand des Glases befanden, sehr gut mit der Lupe beobachtet werden.

Häufig erleidet der Akt des Kauens ein jähes Ende, indem eine vorbeistreichende Ameise mit festem Griffe das Müllersche Körperchen zwischen ihre Mandibeln packt und damit enteilt. Die geschädigte Ameise sucht so gut wie möglich sich vor dem Raube zu sichern, aber, ist ihr einmal die Beute entrissen, so verfolgt sie den Dieb nicht. Zu eigentlichen Kämpfen kommt es nicht. Dies ist um so merkwürdiger, als dieselben Aztecas anderen Ameisen gegenüber, welche in ihr Wohngebiet eindringen, äußerst mutig und streitbar siud. Den an ihr von einer Gefährtin begangenen Diebstahl sucht sie nicht zu rächen, lieber trachtet sie durch die gleiche Handlungsweise sich schadlos zu halten. Übrigens bricht bei dem Raube oft das Körperchen in zwei Teile, so daß der beraubten Ameise noch ein Bissen im Munde stecken bleibt. Die Körperchen selbst werden bei diesen Vorgängen mehr oder minder in ihrer Form entstellt, so daß sie eine höckerige oder beerenartige Gestalt annehmen.

Obwohl bei allen untersuchten Stämmen und Nestern besonders hierauf geachtet wurde, so konnte doch niemals eine Larve beobachtet werden, welche ein Müllersches Körperchen oder sonst einen Nahrungskörper im Munde gehabt hätte. Bei der Glätte und Härte des Körperchens würde auch das Verzehren desselben nicht ohne Hilfe irgendwelcher Extremitäten möglich sein. Die Larven der Aztecas liegen aber steif und unbehilflich im Neste, ohne sich zu rühren. Ihre Ernährung kann mithin nur durch Ätzung seitens der Arbeiter oder Weibchen geschehen.

Es gibt noch verschiedene Momente, welche auf indirekte Weise zu demselben Resultate führen, welches aus den vorausgehenden Beobachtungen sich ergibt. Wenn ein befruchtetes Weibchen sich in eine junge *Cecropia* einbohrt, so befindet sie sich in der Kammer, in welche sie gelangt, von der Außenwelt völlig abgeschlossen. Die Öffnung, welche sie mit ihren Mandibeln in der Kammerwand herstellte, schließt sich durch die Stomatombildung völlig. Dem Weibchen stehen dann nur zwei Nahrungsquellen zur Verfügung, das weiche Parenchym der Innenwand der Kammer und das Stomatom. Letzteres wächst, wenn teilweise abgefressen, wieder nach und erst, wenn die ersten Arbeiter, welche die junge Königin sich aufgezogen hat, erscheinen, wird das Stomatom komplett aufgezehrt und so abgetragen, daß die Öffnung in der Außenwand völlig frei gelegt wird. Die junge Königin lebt also mindestens zwei Monate in ihrer Abgeschiedenheit, ohne in dieser Zeit Müllersche Körperchen verzehren oder ihre Larven damit füttern zu können.

Ein anderer ähnlicher Fall liegt vor bei jungen ameisenhaltigen Cecropien, welche man umpflanzt. Die Darstellung Schimpers erweckt die Überzeugung, daß die Müllerschen Körperchen für das Gedeihen der Kolonie unentbehrlich seien. Von diesem Gedankengange aus nahm ich an, daß die lange Periode des Stillstandes in den Vegetationsvorgängen, welche das Umsetzen einer Pflanze zur Folge hat, die in ihr lebenden Ameisen zum

Absterben bringen müßte. Das ist aber höchstens für ganz junge und kleine Pflanzen richtig, nicht aber für solche von 2—4 m Höhe, wie ich sie mit Vorliebe für meine Experimente verwendet habe. Eine etwas über 2 m hohe Pflanze, welche Aztecas enthielt, wurde am 2. Januar mit aller Sorgfalt nach dem Parke des Museums gebracht und dort im Waldesschatten gepflanzt. Die Gipfelblätter wurden sofort welk, an ihrer Basis aber erhielten sich die Trichilien noch einige Tage frisch. Dann trockneten auch sie ein. Am 19. Februar waren junge Blätter am Gipfel im Begriffe sich zu entfalten. Es interessierte mich nun zu wissen, ob die Ameisen dieses Bäumchens, welchen seit $1\frac{1}{2}$ Monaten keine Müllerschen Körperchen zur Verfügung standen, ihr Brutgeschäft unterbrochen oder fortgesetzt hätten. Die Ameisen wurden durch Einspritzung von »Formicida« bzw. Schwefelkohlenstoff in die Stammhöhle getötet, und darauf der Inhalt am gespaltenen Stamme untersucht. Die verschiedenen unter einander in Kommunikation stehenden Kammern erwiesen sich in großer Zahl als reichlich mit Brut besetzt, auf allen Stadien der Entwicklung. Zwei Kammern enthielten lediglich Eier und zwar in großer Menge, und in einer dieser Kammern befand sich die Königin.

Es geht also auch aus diesem Falle hervor, daß die Azteca-Kolonie zu ihrem Gedeihen und zur Erzeugung und Aufzucht durchaus nicht ausschließlich auf die Müllerschen Körperchen angewiesen ist. Die eben besprochene Pflanze war noch nicht als völlig regeneriert anzusehen, da noch Wochen vergangen wären bis zur vollen Entfaltung der Blätter und Blattstiele und der regulären Erzeugung von Müllerschen Körperchen. Die gleichzeitig gepflanzten Kontrollpflanzen, teils ameisenhaltig, teils ameisenfrei bewiesen, daß der Zeitraum bis zur völligen Wiederherstellung der Pflanze und zur Erzeugung von Müllerschen Körperchen 2—3 Monate beträgt, und daß die Ameisen diese Periode des Mangels von Müllerschen Körperchen gut überstehen. Bemerkt muß übrigens werden, daß die Sommermonate Januar bis März, 1906, in welche meine Versuche mit Anpflanzungen von Cecropien fielen, überaus regenreich waren, was natürlich das Anwachsen der jungen Bäumchen in hohem Grade begünstigte.

Durch die vorausgehenden Beobachtungen und Experimente wird bewiesen, daß die Müllerschen Körperchen nicht zur Fütterung der Larven, sondern zur Ernährung der Ameisen dienen, daß diese aber in keiner Weise notwendig auf diese Körperchen angewiesen sind.

8. Die Stomatombildung.

Wenn ein Weibchen von Azteca muelleri sich in eine junge Cecropie einbohrt, so wählt sie dazu fast ausnahmslos eine dicht unterhalb des oberen Septums der Kammer gelegene Stelle aus, welche mehr oder minder der Insertion des Blattes gegenüberliegt. Diese Stelle, welche ich

im folgenden als Prostoma bezeichnen werde, entbehrt der harten Gefäßbündel und ist daher, wie Schimper zeigte, für diesen Zweck besonders geeignet. Sie ist leicht erkennbar, weil sie nach unten hin sich in eine seichte Rinne verlängert. Das kleine Loch, welches die Ameise hier öffnet und durch welches sie in das Innere der Kammer einschlüpft, verwächst bald wieder. An der Außenwand verdickt sich das Rindengewebe ein wenig. so daß es leicht ist zu beurteilen, ob das Prostoma intakt ist oder nicht. An der Innenwand des Prostoma tritt nun nach dessen Durchbohrung eine lebhafte Wucherung der Parenchymes ein, als deren Folge sich ein in das Lumen der Kammer vorspringender, rundlicher oder konischer, kompakter Körper ausbildet. Diesen, von Fritz Müller als blumenkohlartige Wucherung bezeichneten Körper nenne ich Stomatom (cf. Tafel X Fig. 4).

Die homogene, feste Masse des Stomatomes ist von nicht unangenehmen, etwas an Haselnuß erinnerndem Geschmack. Sie verdient ein eingehendes Studium, sowohl in bezug auf ihre chemische als in bezug auf ihre histologische Beschaffenheit und namentlich auch mit Rücksicht auf die Frage, ob etwa ein organisierter Träger des Giftes existiert, welcher mit dem Speichel des Ameisenweibchens inokuliert, die hypertrophische Wucherung des Parenchymes verursacht.

Hier handelt es sich für mich nur darum, die biologische Bedeutung dieser Körper festzustellen. Die Art, wie dieselben namentlich bei vorgeschritteneren Stadien des Brutgeschäftes abgekaut und schließlich bis auf die Wurzel abgetragen sind, weist auch ohne chemische Untersuchung darauf hin, daß wir es mit einem wertvollen Nahrungsmaterial zu tun haben.

Sind die Arbeiter der ersten Brut ausgeschlüpft, so wird das Stoma völlig eröffnet, und die ganze kleine Kolonie verläßt die Stätte ihrer Wiege, um in eine der höher gelegenen Kammer einzuwandern. Jetzt beginnt eine neue Wucherung des Stomatomes in der verlassenen Kammer, welche einerseits zum Verschluß und zum schließlichen Verwachsen des Stoma führt, andererseits das Stomatom wieder zur vollen Ausbildung bringt.

Wenn man daher ein junges *Cecropia*-Stämmchen der Länge nach spaltet, so kann man diese ältesten, provisorischen Brutkammern an dem wohlerhaltenen Stomatom leicht erkennen. In den oberen Kammern solcher gespaltenen Stämmchen gewahrt man ebenfalls zahlreiche Stomatome und es ist auffallend, daß dieselben nicht aufgezehrt wurden. Wie mir scheint, wird das Parenchym bei solchen älteren Stomatomen zu hart, um noch genießbar zu sein.

Eine auffällige Erscheinung ist es ferner, daß auch an den Septen der Wohn- und Brutkammern häufig Stomatome angetroffen werden. Es geht daraus hervor, daß ihre Bildung nicht von der Wandung der Kammern

schlechthin ausgeht, sondern nur von deren innerer Parenchymschicht. Eben so wenig ist natürlich die Entstehung des Stomatoms an eine bestimmte Stelle, wie etwa das Prostoma gebunden. Von Interesse ist in dieser Hinsicht eine Beobachtung, welche ich an einem jungen *Cecropia*-Schößling machte. Eine der Kammern fiel mir dadurch auf, daß sie an zwei Stellen durchbohrt war, am Prostoma und an der gegenüberliegenden Wand. Bei der Untersuchung ergab sich, daß die Kammer zwei Weibchen enthielt, von denen eines tot am Boden lag, und daß an beiden Durchbohrungstellen sich je ein Stomatom gebildet hatte.

Ich habe einige Versuche angestellt zur künstlichen Erzeugung von Stomatomen. Es schien mir, daß ein relativ so einfacher Prozeß, wie die Entstehung eines Stomatomes infolge der Durchbeißung der Kammerwand durch das Weibchen, auch künstlich nachahmbar sein müsse. Offenbar kommen hierbei zwei Momente in Betracht, die mechanische Verletzung der Wandung und der Einfluß des Speichels des beißenden Insekts. Es schien mir, als ob letzterer Punkt von besonderer Bedeutung sei, weil Versuche mit künstlicher Durchbohrung der Wandungen gekammerter Pflanzen stets ein negatives Resultat lieferten. Ich experimentierte in dieser Hinsicht mit 1—2 m hohen Schößlingen von Bambus und Ricinus. Das Resultat war stets ein negatives. Es kam nicht zur Wucherung eines Narbengewebes, vielmehr ging die Umgebung der Stichwunde in Fäulnis über und fiel schließlich aus, nachdem sich eine Demarkationslinie gegen das gesunde Gewebe ausgebildet hatte. Bei der Imbauva liegen die Verhältnisse anders. Einstiche mit einer groben Nadel in das Prostoma blieben meist ohne Erfolg. In manchen Fällen trat Fäulnis der Umgebung ein und die Kammer füllte sich zum Teil mit wässeriger Flüssigkeit. Auch wenn ich mit der Nadel der Bravazschen Spritze Einstiche machte unter Einträufelung einer konzentrierten Lösung von Klapperschlangengift oder von Serum antiophidicum, war der Erfolg der nämliche. Ich versuchte es dann mit Speichellösungen der Azteca-Ameisen, wobei 100 Köpfe einmal mit 6 g, einmal mit 3 g Leinwasser zerrieben wurden. Die stärkere Lösung veranlaßte in einigen Fällen aber nicht in allen die Bildung eines Stomatomes. Wichtiger erwies sich die mechanische Verletzung. Wurde mit einer feinen Messerklinge ein kräftiger Längsschnitt in das Prostoma gemacht, oder ein kleines Loch durch Ausschneiden hergestellt, so kam es zur Ausbildung eines Stomatomes. Wahrscheinlich wirkt der Speichel der Königin stärker, als jener der Arbeiter. Wenn letztere an größeren Bäumen im Prostoma ihre Ausgangsöffnung herstellen, so entsteht kein Stomatom. Die Ausbildung desselben hängt wesentlich mit dem Jugendstadium des Baumes und der Tätigkeit der jugendlichen Königin zusammen.

In bezug auf die chemische Beschaffenheit der Stomatome gebe ich im folgenden einige Informationen, für welche ich Herrn Dr. Lourenco Granato, derzeitigem Direktor des agronomischen Institutes in Campinas, zu Danke

verpflichtet bin. Derselbe teilt mir mit, daß die übersandten Stomatome zusammen nur 1.5 g an Gewicht betrugen, so daß von einer quantitativen Analyse nicht die Rede sein konnte, sondern nur von einer qualitativen, deren wesentlichstes Resultat das folgende war: »Die übersandten Körperchen bestanden der Hauptsache nach aus einer fettigen, weißen Substanz, ähnlich vegetabilischem Wachs, und aus zuckerartiger Substanz (»Materia saccharina«), welche sich zum mindesten aus zwei verschiedenen Arten von Zucker zusammensetzte. Eine derselben reduziert direkt Fehlingsche Lösung, ist also wahrscheinlich Glukose, die andere tut dieses erst nach Zusatz von Mineralsäure, ist also wahrscheinlich Saccharose. Stärke war nicht nachzuweisen, eben so wenig wie ähnliche Körper, welche mit Jodtinktur eine Reaktion ergeben hätten, auch nicht bei mikroskopischer Untersuchung. Hinsichtlich der Anwesenheit von eiweißhaltiger und faseriger Substanz blieb es fraglich, ob dieselbe dem Stomatom entstammte oder den angrenzenden Teilen der Wandung des Stengels.«

9. Verhalten der Aztecas gegen andere Insekten.

Setzt man eine Blattschneiderameise, eine Atta, auf das Blatt einer von Aztecas bewohnten Imbauva, so dauert es in der Regel nicht sehr lange, bis dieselbe von einer Azteca bemerkt wird. Diese laufen, wenn auch in geringer Zahl, auf den Blättern und Zweigen der Pflanze umher, gewissermaßen Polizeidienst versehend, und sie stürzen sich sofort auf die Atta, trotz deren erheblich beträchtlicherer Größe und Stärke. Da die Aztecas an dem harten Leibe der Atta nichts ausrichten können, so haben sie es wesentlich auf deren Beine und Antennen abgesehen. Mit der am Tarsus festhängenden Azteca marschiert die Atta unbequem, aber sie macht keinen Versuch, sich derselben durch einen Biß ihrer kräftigen Mandibeln zu entledigen. Bald gesellen sich noch weitere Aztecas als Angreifer hinzu und die mehr und mehr in Verwirrung geratende Atta läßt sich zu Boden fallen mit samt ihren Peinigern, die auch dann noch nicht von ihrem Opfer ablassen. Hätte die Atta von vornherein die Situation erkannt, so wäre es ihr ein leichtes gewesen, unbeschadet den Baum zu verlassen, da ihre langen Beine sie rasch aus dem Gesichtskreise ihrer Verfolger entrücken. Statt dessen läuft sie auf demselben Blatte in verschiedenen Richtungen zwecklos umher, dabei immer mehr die Aufmerksamkeit ihrer Feinde auf sich lenkend. Dem Benehmen der Aztecas gegen die Attas liegt nicht etwa eine besondere Abneigung zugrunde, sie verfahren vielmehr in gleicher Weise auch mit anderen Ameisen. Versuche, welche ich mit Ameisen der Gattungen Camponotus, Solenopsis usw. anstellte, führten stets zu gleichem Resultate. Niemals habe ich jedoch gesehen, daß die Aztecas eine andere auf die *Cecropia* gesetzte Ameise getötet hätten. Dieselben fallen vielmehr schließlich mitsamt ihren Peinigern

vom Baume herunter, oder sie springen wie Solenopsis absichtlich von demselben ab.

So mutig die Aztecas auch auf ihrer *Cecropia* sind, so sind sie doch außerhalb dieses ihres Wohnplatzes von relativ harmlosem Naturell. Ich habe Versuche gemacht über die Art, wie sich im künstlichen Beobachtungsneste verschiedene Ameisen den Saúvas gegenüber verhalten. Letztere, Atta sexdens, ist ein starkes, aber unbeholfenes und nicht eben mutiges Tier. Exemplare, welche in ein großes Glas mit Prenolepis fulva gebracht werden, fielen diesen regelmäßig zum Opfer. Die kleine Ameise brachte ihre Bisse mit Vorliebe an der Unterseite der Gelenke der Extremitäten an. Ein Dutzend solcher Bisse, auf welche die Atta jedesmal mit einem leichten Zittern reagierte, genügte, um sie zu töten, bzw. zunächst in einen lethargischen Zustand zu bringen. Ähnlich, nur stürmischer, ging Solenopsis geminata vor. Die Atta-Arbeiter setzten sich im allgemeinen nicht zur Wehr, obwohl ihr großen Kräfte ihnen eine gewisse Überlegenheit gewähren, von denen sie zuweilen mit Erfolg Gebrauch machen. Eine von Solenopsis getötete Saúva hatte eine Solenopsis zwischen ihren Kiefern und die Kadaver von drei anderen von ihr getöteten zwischen Thorax und Kinn. Im Gegensatze dazu verhielt sich eine im Beobachtungsneste gehaltene Kolonie von Azteca muelleri gegen die Saúvas gänzlich indifferent.

Es ist danach klar, daß die Aztecas weder mutiger sind, als andere Ameisen, noch auch eine spezielle Abneigung gegen die Blattschneider-Ameisen besitzen. Der Grund für die Bissigkeit der Aztecas ist lediglich der auch den meisten anderen Ameisen zukommende Trieb, ihr Nest zu schützen. Was sie in diesem Bestreben nicht irritiert, wird auch besonderer Beachtung von ihnen nicht für wert gehalten. Dies gilt namentlich für verschiedene Käfer der Familie Chrysomelidae, welche das Blatt der Imbauva häufig zerfressen, indem sie große Löcher in die Blattfläche zwischen Mittelrippe und Rand nagen. Eine hierher gehörige Art von Käfern Procalus cayennensis F., sowie eine ähnliche kleinere Art, legen auf das Blatt der *Cecropia* ihre Eier, welche hier ihre ganze Entwicklung durchlaufen. Die Larven nagen die oberen Schichten des Blattes weg, sie werden aber trotz des großen Schadens, den sie dem Blatt zufügen, von den Ameisen nie behelligt. Auch Schmetterlingsraupen wurden von uns einigemal auf *Cecropia*-Blättern gefunden. Auch der schlimmste Feind der Imbauva, das Faultier (Bradypus tridactylus L.), welches die Blätter dieses Baumes mit Vorliebe frißt, wird von diesem Unternehmen durch die Ameisen nicht abgehalten; sein dichter, langer Pelz mag ihm in dieser Hinsicht sehr zu statten kommen. Herr Candinho Pedroso, auf dessen Erfahrung in dieser Hinsicht ich mich ganz verlassen kann, versichert mir, das Faultier oder die durch seine Krallen verursachten Spuren desselben, lediglich auf der weißen Imbauva, *Cecropia adenopus*, gefunden zu haben. Es ist also

gerade die mit Ameisen besetzte Imbauvaart der Schädigung durch Faultiere ausgesetzt, während die ameisenfreie Art, *C. hololeuca*, vom Faultier nicht besucht wird.

Aus den im vorausgehenden mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß die Aztecas tatsächlich andere Ameisen von der Imbauva fernhalten, wie es die Schimpersche Theorie fordert. Dies gilt jedoch nicht ausnahmslos, und Ameisen, welche den Aztecas ungefährlich erscheinen, werden von ihnen gelegentlich auf ihrer Pflanze geduldet. Dies kommt namentlich dann vor, wenn ein Teil der *Cecropia* für die Aztecas durch Fäulnis oder Austrocknung unbewohnbar geworden ist. Es kommt zuweilen vor, daß von Septen einiger, oberer Kammern lebhaft wuchernde Neubildungen ausgehen, mehr oder minder verzweigte Exkreszenzen, deren ältere, abgestorbene Teile eine dunkle Farbe annehmen, abfallen und schließlich als eine dunkle, modrige Masse das Innere der Kammer füllen. In diesen für die Aztecas unbewohnbaren Kammern trifft man Larven von Dipteren, sowie auch gelegentlich kleine Kolonien einer baumbewohnenden Ameise der Gattung Crematogaster. In einem anderen Falle war der obere, abgestorbene Teil eines Baumes stehen geblieben neben dem neuen, vom unteren Teile hervorgewachsenen Triebe. Letzterer enthielt Aztecas, der morsche Teil große, rotgelbe Ameisen, Camponotus balzani Emery. In dem von ihnen bewohnten Teile der *Cecropia* lassen aber die Aztecas andere Ameisennester nicht zu.

Wenn hiernach offenbar auch die Aztecas den von ihnen bewohnten Imbauvas einen gewissen Schutz gewähren gegen schädliche Insekten und namentlich auch gegen Schlepperameisen, so beweist dies doch nicht die Richtigkeit der Schimperschen Theorie, insofern nicht auch der Nachweis erbracht wird, daß überhaupt die Cecropien eines solchen Schutzes bedürftig sind. Schimper macht sich die Sache leicht, indem er angibt, bei Blumenau öfters Cecropien beobachtet zu haben, welche Fraßspuren von Atta aufweisen und hinzufügt, daß die betreffenden Cecropien sich selbst als ameisenfrei erwiesen. Hier liegt vielleicht ein Irrtum Schimpers vor. Er hat nicht etwa Attiden auf Cecropien beobachtet oder beim Schneiden von Blättern angetroffen, sondern Fraßspuren an den Blättern gesehen, von denen er annahm, sie seien durch Attiden verursacht. Diese Annahme, bezüglich deren schon Ule Zweifel äußerte, ist wahrscheinlich irrig. Soviel ich auch besonders hierauf geachtet, so habe ich doch nie an Cecropien Blattschneider oder Spuren von deren Arbeit beobachtet. Ich habe auch alle die Personen, die für mich bei diesen Studien tätig waren, zu entsprechenden Beobachtungen veranlaßt, aber stets mit negativem Resultate. Von besonderem Werte scheinen mir in dieser Hinsicht auch die Angaben der von mir verwendeten Waldarbeiter, namentlich von Candinho Pedroso, weil derselbe stetig mit dem Fällen von Imbauvas beschäftigt ist. Auch diese Kenner des Waldes haben noch niemals Imbauvas gesehen, deren

Blätter von Schleppern angefressen worden wären. Dies gilt ebensowohl für die jungen, ameisenfreien, wie für die älteren Bäume, ebensowohl für *Cecropia adenopus*, wie für *Cecropia hololeuca*. Ich habe Versuche angestellt mit *Cecropia*-Blättern, welche ich neben Atta-Nestern auf den Boden legte. In vielen Fällen blieben diese Blätter unberührt, in anderen aber wurden Stücke von ihnen abgeschnitten. Noch jetzt habe ich ein kleines Nest von Atta ambigua Em. im Beobachtungsglase, welchem ich Blätter verschiedener Art beigab, darunter auch solche der roten und weißen Imbauva. Von allen wurden und werden noch vor meinen Augen Stücke abgeschnitten. Diese Erfahrung könnte als eine Bestätigung der Schimperschen Ansichten aufgefaßt werden, ist es aber in Wahrheit nicht.

Im allgemeinen werden solche Blätter, aus welchen die Attiden niemals Stücke schneiden, von ihnen nicht verschmäht, sobald sie welk sind. Ich habe einmal eine Anzahl Waldbäume von 30—40 Arten in einer Art Baumschule angepflanzt und dabei festgestellt, daß die Schlepper die welken Blätter auch von solchen Arten abtrugen, welche sie im Leben niemals anrührten. Selbst milchhaltige Blätter, wie diejenigen des Mandiok, werden in diesem Zustande abgetragen.

Die Frage, auf die es ankommt, ist daher lediglich die, ob gesunde am Baume stehende Blätter von *Cecropia* von Blattschneidern besucht und geschnitten werden. Nachdem ich bereits oben meine bezüglichen Erfahrungen mitgeteilt, erübrigt mir es nur noch hervorzuheben, daß dieselben sich auch auf Bäume von *Cecropia adenopus* beziehen, welche ameisenfrei geblieben sind. In dieser Hinsicht ist für mich besonders folgende Erfahrung maßgebend. Vor fünf Jahren pflanzte ich, wie schon oben erwähnt, im Parke des Museums eine junge *Cecropia*, die jetzt zu einem schönen Baume herangewachsen ist. Da es bisher in dieser Gegend keine Cecropien gab, so blieb der Baum ameisenfrei. Derselbe stand beinahe in einem riesigen Hügelneste von Atta sexdens drin, ist aber niemals von denselben behelligt worden, weder auf den früheren noch auf den späteren Stufen seines Wachstums. Ebensowenig sind andere, später an derselben Stelle gepflanzte Cecropien von den Saúvas je behelligt worden. Jetzt habe ich das große Atta-Nest zwar zerstört, aber gleichwohl noch kürzlich Exemplare von Atta sexdens und A. ambigua am Fuße eines der jüngeren Bäumchen beobachtet. Es sind also auch die ameisenfreien Cecropien, jüngere wie ältere Bäume, absolut immun den hiesigen Blattschneidern gegenüber.

Da auch Fritz Müller die Angabe macht, gelegentlich ameisenfreie Imbauvas beobachtet zu haben, deren Blätter von Attiden zerfressen waren, so bleibt ein scheinbar unlösbarer Widerspruch bestehen zwischen den Erfahrungen von Fritz Müller und Schimper einerseits, Ule und mir andererseits. In Wirklichkeit dürfte ein solcher Widerspruch jedoch nicht bestehen, weil es sich um verschiedene Arten von »Blattschneidern« handelt.

Wenn wir von den kleineren, verhältnismäßig wenig schädlichen Arten absehen, so sind die schlimmsten Blattschneider hier in São Paulo Atta sexdens L. und A. ambigua Em., welche jedoch beide in Sta. Catharina nicht vorkommen. Andererseits ist die in Sta. Catharina häufige und besonders schädliche Atta nigra F., resp. hystrix aut. bisher in São Paulo und Rio de Janeiro nicht aufgefunden worden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese verschiedenen Arten in ihrer Lebensweise und ihrem Verhalten den Imbauvas gegenüber Unterschiede unter einander aufweisen. Die Gleichgültigkeit, mit welcher Fritz Müller und Schimper die Details der Artenbestimmung sowohl bezüglich der Cecropien, als auch hinsichtlich der Blattschneiderameisen behandelt haben, erschwert eben in erheblichem Grade eine eingehende Diskussion. Bezüglich der Cecropias habe ich diese Lücken jetzt ausfüllen können, nicht aber hinsichtlich der Atta-Arten von Sta. Catharina. Im übrigen sind auch hinsichtlich des Staates Sta. Catharina die Angaben der verschiedenen Forscher nicht ganz in Übereinstimmung. So berichtet Möller (Nr. 13, p. 82), Imbauvas beobachtet zu haben, welche reichlich mit Aztecas besetzt waren und doch von Schleppern, Atta discigera, bedeckt waren. Das gegenseitige Machtverhältnis ist eben bei den verschiedenen Ameisen nicht immer das gleiche, ebenso, wie auch ihre Neigung und Abneigung gewissen Pflanzen gegenüber wechselt. Gerade Atta nigra und andere Verwandte aus der Gruppe der A. hystrix sind in dieser Hinsicht wohl vorurteilsfreier, als die meisten anderen Arten. So habe ich gelegentlich Ameisen dieser Gruppe in Rio Grande do Sul Blätter von Mais schneiden sehen, einer Pflanze also, die doch im allgemeinen immun den Schleppern gegenüber ist. Jede solche Immunität ist eben nur eine relative.

10. Symbiose und Selektion.

Das konstante Verhältnis, in welchem die Aztecas zu ihrer Wirtspflanze, der Imbauva, stehen, ist von den verschiedenen Autoren als Symbiose bezeichnet worden. Nachdem zuerst Belt hierauf hingewiesen, haben zumal Fritz Müller und A. Schimper diesen Verhältnissen ihre Aufmerksamkeit geschenkt und sie als durch natürliche Zuchtwahl entstanden zu erklären versucht. Schon Ule hat wiederholt darauf hingewiesen, daß bis jetzt weder die Biologie der Aztecas genügend studiert, noch auch nachgewiesen sei, daß die Attas eine Vorliebe für *Cecropia*-Blätter besäßen (cf. Ule Nr. 19, 1900 p. 342 und Nr. 18, 1900 p. 124). Wie sehr diese Bedenken Ules und die schon früher von mir ausgesprochenen (Nr. 11, 1891 und Nr. 12, 1894 p. 364—370) begründet sind, dürfte aus den vorausgehenden Mitteilungen zur Genüge klar geworden sein.

Wenn ich dabei zu dem Resultate gelangt bin, daß die Blätter der Imbauva von den Blattschneidern am lebenden Baume verschmäht werden, so steht dieses Ergebnis in direktem Widerspruche mit den Angaben von

Fritz Müller und A. Schimper. Beide Autoren versichern öfters, ameisenfreie Cecropien bei Blumenau beobachtet zu haben, deren Blätter von Schleppern zerfressen waren. Es ist unter den Umständen nötig zu versuchen, die Ursache dieser Widersprüche aufzudecken.

Ein großer Unterschied zwischen São Paulo und Rio de Janeiro einerseits, Sta. Catharina andererseits, besteht zunächst darin, daß die in den erstgenannten Staaten so häufige Saúva in Sta. Catharina fehlt. Obwohl auch die dort vorkommenden kleineren Arten wie Atta octospinosa Reich., coronata F., nigra F. und andere ebenfalls erheblichen Schaden in den Pflanzungen und Gärten anrichten, so ist ihre Bedeutung in dieser Hinsicht doch nicht annähernd mit jener der Saúva zu vergleichen. Übrigens kommen kleinere Atta-Arten auch hier in São Paulo neben der Saúva vor, und wäre mir daher hier ebenfalls die Gelegenheit geboten gewesen, ihre Angriffe auf die Imbauvas zu beobachten. Diese kleineren Atta-Arten, wie namentlich A. ambigua Em., sind nicht nur im Park des Museums zahlreich vertreten, sondern auch in dem Ypiranga-Walde, wo ich sie an Bäumen arbeiten sah; wogegen die Imbauvas von ihnen unberührt blieben. Ich kann also lediglich feststellen, daß hier die ameisenfreien Cecropien von Schleppern nicht behelligt werden. Es liegt die Möglichkeit vor, daß die Zerstörung der Blätter, auf welche sich Schimper bezieht, von anderen Insekten, zumal Käfern herrührten. Angenommen aber auch, daß Atta nigra F. und Verwandte in Sta. Catharina sich etwas anders verhielten, als die Arten von São Paulo, so können doch derartige Ausnahmsfälle nicht als Grundlage für eine Theorie dienen. In der Form, wie diese Angaben von Müller und Schimper vorliegen, ist überhaupt nichts mit ihnen anzufangen, weil beide Forscher keinerlei Angaben machen über die dabei in Betracht kommenden Ameisenarten.

Schimpers ganze Auffassung der Schädigung der Pflanzenwelt durch die Attiden ist eine vollkommen verkehrte. Für ihn sind die Attiden der schlimmste Feind nicht nur der Cecropien, sondern überhaupt der brasilianischen Waldvegetation. Zahllose Individuen nicht nur, sondern Arten sogar, werden und wurden durch die Blattschneider vernichtet und im Kampfe gegen sie blieben nur die resistenten Arten erhalten, wogegen natürlich von auswärts importierte Gewächse, namentlich Kulturpflanzen, in besonderem Grade der Vernichtung durch die Schlepper ausgesetzt sind. Dies alles ist nichts als ein Phantasiegebilde. Ich habe durch Jahre die Beobachtung verschiedener Atta-Nester durchgeführt und darüber in meiner Arbeit über Ameisen von Rio Grande do Sul eingehend berichtet. Weit davon entfernt, die Umgebung der Atta-Nester mehr oder minder verwüstet anzutreffen, beobachtet man, daß dieselbe eine durchaus normale Zusammensetzung ihrer Vegetation aufweist. Die teilweise oder ganz entblätterten Gewächse sterben nicht ab, sondern treiben sehr rasch neue Blätter und erholen sich schnell, auch wenn die Ameisen von Zeit zu Zeit

die Prozedur des Blattschneidens wiederholen. Dies gilt nicht nur für einheimische, sondern auch für importierte Gewächse, wie z. B. Rose und Orange. Sträucher und Bäume verhalten sich darin nicht anders, wie etwa die Gräser der Fluren, welche, von den Attiden ganz abgesehen, von Vieh beweidet werden. Ich konnte feststellen, daß 183 Kolonien von Atta lundi dieselbe Grasmenge konsumieren, wie eine Kuh. Schimpers Meinung, daß Gräser von den Blattschneidern nicht geschnitten würden, ist danach zu berichtigen. Ich habe kürzlich ein großes Nest von Atta sexdens, der Saúva öffnen lassen, dessen Kammern sich sämtlich als mit Grasstücken gefüllt erwiesen. Auch Schimpers Ansicht, daß die importierten Gewächse in höherem Grade den Angriffen der Blattschneider ausgesetzt seien, als die einheimischen, trifft nicht zu. Betrachten wir z. B. in dieser Hinsicht die Fruchtbäume, so werden Äpfel, Wein, Orange und andere mit Vorliebe angegriffen, während z. B. die Zitrone immun ist und selbst von den verschiedenen Sorten der Orange werden einige von Schleppern geschnitten, andere nicht. Ricinus wird stets, Kaffee zumeist verschont, und doch sind beide Kinder fremder Zonen. Banane und Ananas leiden nie von Schleppern, Jaboticaba (*Eugenia*), Araçá (*Psidium*) und manche andere einheimische Fruchtbäume aber in hohem Grade.

Es ist bis jetzt nicht möglich zu sagen, worauf die Immunität mancher Gewächse gegen die Angriffe der Schlepper sich gründet. Unberührt bleiben Pflanzen, die reichlich klebrigen Milchsaft führen, aber ich habe gesehen, daß auch von solchen Pflanzen die mehr oder minder alterierten Blätter eingeknickter Äste geschnitten werden, und ich wies oben darauf hin, daß viele Blätter, welche an der lebenden Pflanze nicht von Attiden berührt werden, nachdem sie abgebrochen oder sonstwie mehr oder minder welk geworden, von den Schleppern geschnitten werden. In diese Kategorie gehören auch die Blätter der Imbauva. Übrigens ist die Immunität vieler Gewächse nur eine relative. Während Mais im allgemeinen von den Blattschneidern verschmäht wird, kommt es doch zuweilen vor, daß Schlepper, namentlich Atta laticeps Em. ihn angreifen. Das Blatt des Kaffeestrauches ist der Saúva wenig dienlich für ihre Zwecke und doch schneidet sie es da, wo in weiten Plantagen ihr wenig andere Gewächse zur Verfügung stehen. Es ist daher auch schwer zu glauben, daß die natürliche Zuchtwahl Pflanzen in Menge schaffen könnte, welche resistent oder immun den Blattschneidern gegenüber wären.

Noch ein Punkt ist hierbei zu beachten. Vielfach verschonen die Schlepper junge Pflanzen solcher Bäume, deren Blätter sie im übrigen gerne schneiden. Diese Tatsache, die sich wahrscheinlich durch besondere Eigenheiten der Blätter junger Pflanzen erklärt, macht es verständlich, daß die Pflanzen, trotz der Attiden, gut heranwachsen. Naturgemäß sind junge und jüngste Pflanzen den Angriffen der Attiden gegenüber empfindlicher als ältere. In diesem Sinne ist es nun interessant, daß die jungen Cecro-

pien der verschiedenen Arten ameisenfrei sind und doch von den Attiden nicht zu leiden haben. Bis zu einem gewissen Grade erklärt sich dies vielleicht durch die Anwesenheit der dicht verfilzten Fäden an der Unterseite des Blattes. Ich habe aber durch Versuche festgestellt, daß solche Blätter in halbwelkem Zustande von den Schleppern ebenso leicht geschnitten wurden, wie Blätter älterer, weiblicher Bäume, welche dieses Filzbelages entbehren. Man müßte allenfalls annehmen, daß dieser Filzüberzug am lebenden Blatte die Schlepper mehr genierte, als am halbwelken.

Stellen wir uns das Verhältnis in diesem Sinne vor, so stimmt es gut zur Müller-Schimperschen Theorie, denn die alten Blätter, welche also keinen Schutz mehr den Blattschneidern gegenüber besitzen, sind vor ihnen durch die Schutzameisen geschützt, während die Blätter jüngerer ameisenfreier Cecropien ihren Schutz haben in dem Filzüberzuge der unteren Seite. Auch die Trichilien und Müllerschen Körper fehlen der ameisenfreien jungen Pflanze. Die Angelegenheit der natürlichen Zuchtwahl wird dadurch immer komplizierter. Hat sie erst einmal in dem Filzüberzuge der unteren Blattseite ein Schutzmittel gegen die Blattschneider zustande gebracht, warum sollte sie dann dieses nicht einfach beibehalten, statt ein weiteres Kunststück dadurch zu vollbringen, daß sie die Blätter der älteren *Cecropia adenopus* durch Verlust des Filzüberzuges des Blattes aufs neue schutzbedürftig macht, um dann wiederum mit Hilfe der Schutzameisen das Blatt vor Schleppern zu sichern. So unglaublich auch eine solche Erklärung ist, so sehe ich doch vom Standpunkt der Selektionslehre und zur Rettung der Schimperschen Theorie keinen anderen Ausweg.

Daß die Existenz von Trichilien und Müllerschen Körperchen bei älteren Imbauvas als eine Anpassung an die Myrmekophilie der Cecropien aufzufassen ist, scheint mir nach den hier mitgeteilten Untersuchungen nicht zweifelhaft. Beachtenswert ist dabei, daß diese Gebilde den jungen Pflanzen fehlen, das heißt also denjenigen Entwicklungsstufen und Arten, welche frei von Ameisen sind. Im Sinne der natürlichen Zuchtwahl läßt sich aber auch dieses Verhältnis nicht begreifen, denn weder die Königin bei Begründung des neuen Stammes, noch auch die schon volkreiche Kolonie während der monatelangen, blattlosen Periode bei der Umpflanzung einer Cecropie verfügen über Müllersche Körperchen, ohne darum zu verhungern. Wenn daher die Müllerschen Körperchen und ihre phylogenetische Ausbildung vorläufig noch in ein Dunkel gehüllt bleiben, für dessen Erhellung nicht Spekulation, sondern neue Tatsachen nötig sind, so hat doch der Gegenstand schon viel von seiner Unbegreiflichkeit verloren, seit wir durch Ule auf die bei anderen Pflanzen vorkommenden Ameisenbrötchen hingewiesen worden sind. Vielleicht bieten die extranuptialen Nectarien in morphologischer Hinsicht Übergänge und den Schlüssel zum Verständnisse.

Erinnert man sich der hier festgestellten Tatsachen, daß ameisenfreie

Cecropien inmitten zahlreicher Kolonien von Blattschneidern verschiedener Arten aufwachsen können, ohne daß ihre Blätter von diesen vermeintlichen Feinden zu leiden hätten, und daß andererseits die Blätter der ameisenführenden Imbauvas aufs schmählichste von Insekten verschiedener Art zerfressen werden, ohne daß die Azteca-Ameisen ihre Wirtspflanze gegen diese lästigen Schädlinge verteidigen, wie sie das denn ja auch dem Faultiere gegenüber nicht tun, so wird es klar, daß der Vorteil bei diesem Zusammenleben fast ausschließlich auf Seite der Ameisen liegt. Geht eine ameisenführende *Cecropia* ein, so verhungert, resp. stirbt die Azteca-Kolonie, stirbt aber letztere oder bleibt ein Baum von vornherein ameisenfrei, so hat das auf das Gedeihen des Baumes nicht den geringsten Einfluß. In einem solchen Falle habe ich den abgestorbenen Baum untersucht; von dem Neste der Azteca hatte eine andere Ameise, Solenopsis geminata F., Besitz ergriffen, der es nur um die Wohnung zu tun ist, während die Azteca von dem Baume außer der Wohnung auch die Nahrung erhält. Dies sind Tatsachen, nach denen die einer falschen Theorie angepaßte bisherigen Auffassung der Ameisenpflanzen modifiziert werden muß. Dies erscheint um so eher notwendig, als auch Versuche ähnlicher Art an anderen Ameisenpflanzen zum gleichen Resultate geführt haben. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Experimente von Treub, denen zufolge Exemplare von *Myrmecodia*, welche künstlich ameisenfrei gemacht wurden, ebenso gut gediehen, wie solche, die ameisenhaltig waren.

Das Verhältnis der Ameisen zu ihren Wirtspflanzen ist von den verschiedenen Autoren als Symbiose bezeichnet worden. Letzterer Begriff wird in der Literatur oft in einem sehr weiten Sinne gefaßt, es ist aber klar, daß davon sowohl mehr oder minder zufällige Vergesellschaftungen, als auch der Parasitismus ausgeschlossen werden sollen. Während die Vergesellschaftung zweier, verschiedenartiger Organismen bei dem Parasitismus nur für einen der beiden Teile, den Parasiten oder Inquilinen, unentbehrlich ist, für den andern Teil aber schädlich oder indifferent, so ist bei der idealen Symbiose das Verhältnis ein solches, daß das Zusammenleben unentbehrlich ist für beide Teile. Betrachtet man hiernach das Verhältnis der Aztecas zu der Imbauva, welche sie bewohnen, so ist im vorausgehenden der Nachweis erbracht worden, daß die Müller-Schimpersche Theorie falsch ist, und daß es die Ameisen sind, welche fast ganz ausschließlich den Vorteil ziehen aus der Vergesellschaftung. Das gute Gedeihen ameisenfreier, weißer Imbauvas tut dar, daß sie ohne ihre »Schutzameise« ebenso gut bestehen, wie junge Pflanzen derselben Art oder wie Pflanzen von *C. hololeuca*, welche stets der Ameisen entbehren. Das Verhältnis dieser Ameisen zu ihrer Wirtspflanze ist daher eher dem Parasitismus gleich zu stellen, als der echten Symbiose. Kompliziert wird in dem Falle der Imbauvas das Verhältnis dadurch, daß bei den myrmekophilen Cecropien verschiedene Erscheinungen auftreten, welche als An-

passungsvorgänge mit Bezug auf die Ameisen aufzufassen sind. Daß diese Vorgänge nicht durch das Wirken einer natürlichen Zuchtwahl erklärt werden können, ist in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen worden, indem die Irrigkeit der Schimperschen Voraussetzungen in biologischer Hinsicht dargetan wurde.

Es ist daher klar, daß die Erklärungsversuche der uns beschäftigenden Myrmekophilie 'auf andere Weise erfolgen müssen. Das ganze Anpassungsverhältnis erweckt den Eindruck, daß es in seiner jetzigen, seit unzähligen Jahrtausenden fixierten Vervollkommnung überhaupt nicht sicher erklärbar ist. Vielleicht liefert das vergleichende Studium der übrigen Cecropien, zumal der ameisenführenden, noch einzelne Momente, welche als niedrigere, phylogenetische Entwicklungsstufen anzusehen sind. Vorläufig haben wir uns nur auf einige Vermutungen zu beschränken. Wenn das Stoma seit unvordenklichen Zeiten immer an derselben Stelle der durch Druck der Blattknospe erzeugten Rinne angelegt wurde, so erscheint es wohl möglich, daß die leichte Modifikation der Gegend des Prostoma durch Vererbung fixiert wurde. Es ist richtig, daß im allgemeinen erworbene Eigenschaften nicht erblich übertragen werden, aber man darf auch nicht vergessen, daß das Anpassungsverhältnis zwischen Azteca und Imbauva offenbar ein schon seit langem bestehendes und weit in die Tertiärzeit zurückreichendes ist. Die Müllerschen Körperchen ihrerseits, den Ameisenbrötchen anderer Myrmecophyten entsprechend, dürften morphologisch wie biologisch in die selbe Kategorie gehören, wie die extranuptialen Nectarien.

Zum Verständnis der Ameisenpflanzen sind bereits verschiedene Theorien aufgestellt worden, die hier kurz zu besprechen wären; es sind die folgenden:

1. **Die Fritz Müller-Schimpersche,** der zufolge es sich um echte Symbiose handelt, um ein Zusammenleben, ebenso unentbehrlich für die Pflanze, wie für die Ameise, speziell also für die Imbauva sowohl, wie für die Azteca. Dieser Annahme ist durch die hier mitgeteilten Beobachtungen ebenso der Boden entzogen, wie der Hypothese, daß diese Symbiose auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl zustande gekommen sei.

2. **Die Theorie von Buscaglioni und Huber,** wonach die Ameisenpflanzen ihre hauptsächliche Verbreitung und ihren Ursprung in Überschwemmungsgebieten haben würden. E. Ule hat mit Recht darauf hingewiesen, daß diese Theorie an und für sich richtige Beobachtungen in einer viel zu weit gehenden Weise verallgemeinert. Hiervon abgesehen bin ich namentlich auch mit Rücksicht auf die Imbauva sehr für diese Anschauungen eingenommen. Die weiße Imbauva wächst zwar, sowohl auf trockenem Lande und in höheren Lagen, wie in niedrigen feuchten Geländen, aber ihre Ähnlichkeit mit der Sumpf-Cecropie läßt die Annahme

wohl berechtigt erscheinen, daß die Pflanze ursprünglich dem Niederungsgebiete entstammt. Die bei alten Bäumen erscheinenden Luftwurzeln erzeugen einen an die Mangrove erinnernden Habitus, in dem also vielleicht eine ältere, sukzessive, weiter zurückgeschobene, phylogenetische Stufe noch zum Ausdruck kommt. Zu beachten ist aber, daß das Verhalten der Ameisen bei Überschwemmungen, außer von mir, bisher in Brasilien nicht studiert worden ist (cf. Nr. 12). Im niederen Delta des Rio Camaquam in Rio Grande do Sul sind Atta-Arten der Untergattung Acromyrmex auch an solchen Stellen gemein, welche regelmäßig überschwemmt werden. Steigt das Wasser, so wandern die Schlepper zunächst aus ihren Nestern aus auf eine höher gelegene Stelle, wobei sie nicht nur ihre Brut mitnehmen, sondern auch, soviel als möglich, Teile des Pilzgartens. Steigt das Wasser höher und bietet sich sonst kein Schutz, so organisiert sich die ganze Kolonie in Form einer schwimmenden Kugel, deren Zentrum Stücke des Pilzgartens, Königin und Brut einnehmen (cf. H. v. Ihering Nr. 12, 321—447).

Es hängt natürlich vom Zufall ab, was weiterhin aus solch treibenden Kolonien wird; Tatsache ist aber doch, daß selbst große Überschwemmungen die Niederungen nur vorübergehend von Attiden säubern. Es ist daher einleuchtend, daß leicht zugängliche, hohle Pflanzen den Ameisen einen willkommenen Unterschlupf gewähren, und ich habe dies namentlich auch für die wenigen, hiesigen Ameisenpflanzen bestätigt gefunden. So lebt in den Stengeln einer hohlen Sumpfpflanze, *Erigeron maximus* Link et Otto, eine neue Art von Azteca, die A. wacketi Em.

3. Endlich haben die hier mitgeteilten Untersuchungen insofern zu einer **neuen Auffassung** geführt, als sie dargetan haben, daß *Cecropia adenopus* auch ohne Ameisen ebenso gut gedeiht, wie die stets ameisenfreien jungen Pflanzen und wie die ebenfalls ameisenfreie *Cecropia hololeuca.* Wenn ich oben äußerte, daß die *C. adenopus* ebenso gut ohne Aztecas bestehen könne, wie der Hund ohne Flöhe, so führt uns das direkt zu der Überzeugung, daß das Verhältnis der Aztecas zu ihrer Wirtspflanze eher einen Fall von Parasitismus darstellt, als einen solchen von echter Symbiose. Eine spezielle Modifikation ist aber durch das Zustandekommen einiger Anpassungsvorgänge an die Ameisen erfolgt und für diese Erscheinungen und ihre Entstehung wird ein Verständnis wohl am ehesten auf dem Wege weiterer vergleichender biologischer Forschung zu erzielen sein.

11. Schlußwort.

Fassen wir zum Schlusse die Resultate unserer Untersuchung zusammen, so haben wir zunächst festzustellen, daß Schimper und Fritz Müller die Angelegenheit des Ameisenschutzes der *Cecropia adenopus* weder in botanischer, noch in zoologischer, oder allgemein biologischer Hinsicht

gründlich genug untersucht haben, daß die von ihnen angenommene, echte Symbiose in diesem Falle nicht existiert und daß ihr Versuch, die Erklärung dieses Verhältnisses durch die natürliche Zuchtwahl zu geben, als gescheitert anzusehen ist. Es liegt in diesem Falle keine wirkliche für beide Teile hervorragend nützliche oder unentbehrliche Symbiose vor, sondern ein dem Parasitismus vergleichbares Gastverhältnis, bei welchem der Vorteil fast ausschließlich auf seiten der Ameisen liegt. Azteca mülleri ist an *Cecropia adenopus* so vollkommen angepaßt, daß diese Ameise ohne ihren Wirtsbaum oder ausserhalb desselben nicht bestehen kann, während die Imbauva ohne die Azteca-Ameisen ebenso gut gedeiht, wie mit ihnen. *Cecropia adenopus* bedarf der Azteca-Ameisen nicht mehr, als ein Tier der Parasiten. Dies ist jetzt nicht nur durch Beobachtung, sondern auch durch jahrelang fortgesetzte Versuche festgestellt, und es ist daher auch ohne weiteres klar, daß die wesentlichste Voraussetzung der Schimper-Müllerschen Theorie irrig ist, und die Myrmekophilie der Imbauvas mithin auch nicht auf Rechnung der natürlichen Zuchtwahl gesetzt werden kann.

Seit langem überzeugt, daß die Selektionstheorie nicht imstande ist, die Entstehung der Arten tatsächlich zu erklären, habe ich gerade diesen so gern als ein Paradestück der Selektionslehre vorgeführten Fall zum Gegenstande einer eingehenden biologischen und experimentellen Studie gemacht. Ich habe mich aber aufs neue davon überzeugen müssen, daß die Selektionstheorie bei speziellen Studien im Stiche läßt; sie ist gut nur für die allgemeine Deduktion, wertvoll für diejenigen, welche das Bedürfnis fühlen, ihrer monistischen Auffassung der Natur im allgemeinen, und des Lebens im besonderen, eine in sich abgeschlossene Doktrin zugrunde zu legen, sie ist mit einem Worte nichts als ein anmutiges, geschickt erfundenes Märchen. In bezug auf die Ursache der Artenbildung habe ich keinen Grund von der Meinung abzugehen, die ich schon 1878 ausgesprochen [1]), und wonach dieselbe gegeben ist in der progressiven Zunahme der Häufigkeit einer zuerst nur ausnahmsweise erscheinenden Varietät, wodurch schließlich die Gesamtmasse der Individuen einer Art, auch ohne räumliche Isolierung in eine andere Art übergeführt werden kann.

Die Frage nach der Artenbildung ist im vorigen Jahrhundert durch die hervorragenden Arbeiten von Lamarck, Darwin, Haeckel, Weismann und vielen anderen ausgezeichneten Forschern mächtig gefördert worden, es ist die Abhängigkeit der Organismen von der äußeren Umgebung festgestellt worden, die Descendenzlehre, zumal mit Hilfe der Paläontologie, begründet worden, aber in bezug auf die wirklichen, inneren Ursachen der Variabilität und der Artenbildung stehen wir erst ganz am Anfang. Die Selektionstheorie aber, welche Aufklärungen, wie sie erst die anhaltende

1) Ihering, H. von, Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere. Leipzig 1878, p. IX.

Arbeit von Jahrhunderten, wo nicht Jahrtausenden ergeben kann, schon jetzt in gefälliger Form fix und fertig uns anbietet, ist eben infolge dieser Selbsttäuschung nur von Schaden.

Kommen wir hiernach nochmals auf die Myrmekophilie der *Cecropia adenopus* zurück, so ist es klar, daß durch die Beseitigung der Müller-Schimperschen Theorie die Bahn für erneute, unbefangene Untersuchung frei geworden, aber für eine plausible Erklärung des ganzen Verhältnisses reichen die zurzeit bekannten Tatsachen bei weitem nicht aus. Wir wissen durch Ule und Forel einiges über das Vorkommen und die Nester anderer Azteca-Arten, aber eingehende, biologische Studien liegen doch nur bezüglich der Azteca mülleri vor. Wir dürfen selbstverständlich nicht diesen einen Fall generalisieren, müssen vielmehr abwarten, zu welchen Resultaten das Studium anderer Arten, namentlich im Amazonengebiete, führen wird. Wollen wir uns eine Vorstellung machen von den Lebensbedingungen zur älteren oder mittleren Tertiärzeit, in welche die Ausbildung der wesentlicheren südamerikanischen Myrmekophyten fallen dürfte, so müssen wir zunächst die Verteilung von Land und Wasser und die Verbreitungszentren für die verschiedenen Familien der Pflanzen und Tiere kennen. Heute zusammenhängende Gebiete, wie ganz Südamerika, waren damals noch zerstückelt, heute abgetrennte Teile, wie die Antillen, noch an das nördliche Südamerika und an Zentralamerika angeschlossen. Es ist die Aufgabe der von mir begründeten und angewandten analytischen Methode der Zoogeographie und, wie wir hinzufügen können, der Phytogeographie, die einzelnen Elemente der jetzt scheinbar einheitlichen Biocönosen auseinander zu halten und ihre Geschichte im einzelnen zu verfolgen. Positiv geleistet ist aber in dieser Richtung nur wenig. Wie könnten wir es unter diesen Umständen unternehmen, schon jetzt die Lebensgeschichte der Gattungen *Cecropia*, Atta und Azteca so zu rekonstruieren, daß wir danach die Entstehung der Myrmekophilie der *Cecropia adenopus* aufzuklären versuchten in der Art, wie Schimper es versucht hat? Bei dem gänzlichen Mangel tatsächlicher Unterlagen sind doch derartige Spekulationen gänzlich wertlos. Wer bürgt uns denn dafür, daß in dem Lande und zu der Zeit, in welcher das Gastverhältnis zwischen Azteca mülleri und *Cecropia adenopus* sich ausbildete, Blattschneiderameisen vorhanden waren?

Das heutige Verbreitungsgebiet der Gattungen *Cecropia* und Azteca deckt sich wohl einigermaßen, nicht so aber jenes der genannten beiden Gattungen und der Blattschneiderameisen. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß sich ein Vordringen mancher Atta-Arten nach Süden und Osten nachweisen läßt, welches im Zusammenhang mit der Abwesenheit derselben auf den der Küste vorgelagerten Inseln zu dem Schlusse einer von Westen her erfolgten Einwanderung gewisser Atta-Arten führt. Ohne auf diesen Punkt hier näher einzugehen, betone ich nur, daß wir durchaus nicht das Recht haben, als Ursprungs- und Verbreitungszentrum der Attinen

das Gebiet anzusehen, in welchem die Cecropien und die Aztecas heimisch und vielleicht auch entstanden sind. Es geht eben in diesem Falle, wie in so vielen anderen, wo bei der Lösung einer Frage sich eine ganze Reihe weiterer, neuer darbietet. Wir pflegen den Fortschritt in der wissenschaftlichen Diskussion nicht nur an den gesicherten, neuen Tatsachen zu erkennen, sondern auch an der gänzlich veränderten Fragestellung, zu welcher sie führt, und diese wird eben bezüglich der Myrmekophyten für die nächste Zukunft eine ganz andere sein müssen als bisher.

São Paulo, September 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. Buscaglioni, L., und J. Huber, Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen. Bot. Centralblatt, Beiheft IX, Heft 2, 1900.
2. Emery, C., Allianze defensive tra piante e formiche. Nuova Antologia, Ser. III, Vol. XIX, Roma 1889, p. 3—16.
3. —— Alcune forme nuove del genere Azteca For. e note biologiche. Bolletino del Mus. di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Univ. Torino, Vol. XI, No. 230, 1896, p. 1—7.
4. —— Revisione delle Specie del Genere Atta. R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna, Tom. II, Ser. 6, 1905, p. 107—122.
5. Forel, A., Die Nester der Ameisen. Neujahrsblatt der naturf. Ges. Zürich 1902.
6. —— Quelques particularités de l'habitat des Fourmis de l'Amérique tropicale. Ann. de la Soc. de Belgique Tom. XL, 1896, p. 168—171.
7. —— Zur Fauna und Lebensweise der Ameisen im columbischen Urwald. Mitteil. der schweiz. entom. Ges. 1896, Bd. IX, Heft 9, p. 401—410.
8. —— In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru. Zool. Jahrb., Jena 1904, Bd. XX, Heft 6, p. 677—707.
9. —— Einige neue biologische Beobachtungen über Ameisen. Comptes Rendus du 6⁰ Congrès internat. de Zoologie, Session de Berne 1904, p. 449—455.
10. —— Biologische Beobachtungen brasilianischer Ameisen. Biologisches Centralblatt, Nr. 6, 1905.
11. Ihering, H. von, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen in den Tropen. Das Ausland, Nr. 24, 1891, p. 474—477.
12. —— Die Ameisen von Rio Grande do Sul. Berliner Entom. Zeitschr. Bd. XXXIX. 1894, p. 321—447.
13. Möller, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893, p. 1—127, VII Taf.
14. Müller, Fritz, Über das Haarkissen am Blattstiel der Imbauba (*Cecropia*), das Gemüsebeet der Imbauba-Ameise. Jenaische Zeitschr. naturw. X. Bd., 1876.
15. —— Die Imbauba und ihre Beschützer. Kosmos, VIII. Bd., 1880.
16. Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.
17. Ule, E., Symbiose zwischen Asclepias curassaciva und einem Schmetterling. Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1897, Bd. XV, p. 385—387.
18. —— Verschiedenes über den Einfluß der Tiere auf das Pflanzenleben. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900, Bd. XVIII, p. 122—130.
19. —— Ameisenpflanzen. Bot. Jahrb. Bd. XXXVII, 1906, p. 335—352, Taf. VI, VII.

Tafel-Erklärung.

Tafel VI. Baum von *Cecropia adenopus* Mart. von 15 m Höhe, an welchem sich in 3,7 m Höhe über dem Boden die Stammgalle befindet, unterhalb deren eine photographische Platte von 18 : 24 angebracht wurde, um als Maßstab zu dienen.

Tafel VII. Mehrere Stämmchen der Sumpf-Cecropie, *C. lyratiloba* Miq., von Cascadura bei Rio de Janeiro. Die Stämmchen sind etwas über 6 m hoch, also verhältnismäßig für diese Art sehr groß.

Tafel VIII. *Cecropia hololeuca* Miq., die Gebirgscecropie vom Corcovado bis Rio de Janeiro.

Tafel IX. Fig. 1. Durchschnitt durch die Stammgalle einer *Cecropia adenopus* Mart. mit eingeschlossenem Neste von Azteca mülleri. 1 : 2 nat. Gr. — Fig. 2. Außen am Stamme von *C. adenopus* angebrachtes Nest der A. mülleri aus Rio de Janeiro, 1 : 2 nat. Gr.

Tafel X. Fig. 1. Durchschnitt eines 3,60 m hohen Stämmchens von *Cecropia adenopus*, welches in 4 Stücke geschnitten wurde, um die Anordnung der zum Teil mit Brutlamellen erfüllten Kammern zu zeigen. Die basalen Stücke des Stammes sind nach außen, die Gipfelstücke nach innen gestellt; die beiden anderen Stücke sind aus Versehen vertauscht, so daß das zweite von innen in Wirklichkeit die dritte Stelle einnehmen müßte, 1 : 6 nat. Gr. — Fig. 4. Senkrechter Längsdurchschnitt einer jungen *C. adenopus* mit einem dicht über dem Septum gelegenen Stomatome und dem an der äußeren Fläche sichtbaren Stoma, nat. Gr. — Fig. 5. Eingangspforte des Nestes von Azteca mülleri, im älteren Stamme von *C. adenopus*, $^1/_6$ nat. Gr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Cecropia adenopus Mart.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Cecropia lyratiloba Miqu.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Cecropia hololeuca Miqu.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Cecropia adenopus Mart.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Cecropia adenopus Mart.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.